10/7

141 H

22101689179

Med
K8089

BRITISH MEDICAL ASSOCIATION
Library

Digitized by the Internet Archive
in 2016

https://archive.org/details/b28134849

BRITISH MEDICAL ASSOCIATION LIBRARY

GRUNDZÜGE

DER

ALLGEMEINEN ANATOMIE.

CANCELLED

GRUNDZÜGE

DER

ALLGEMEINEN ANATOMIE.

ZUR VORBEREITUNG AUF DAS STUDIUM DER MEDIZIN

NACH BIOLOGISCHEN GESICHTSPUNKTEN BEARBEITET

VON

PROF. DR. FRIEDRICH REINKE,

PROSEKTOR AM ANATOMISCHEN INSTITUT IN ROSTOCK.

MIT 64 ABBILDUNGEN.

WIESBADEN.

VERLAG VON J. F. BERGMANN.

1901.

Obtainable from F. Bauermeister,
Foreign Bookseller, London.

14 185 366

Alle Rechte vorbehalten.

WELLCOME INSTITUTE
Library
Coll. wellOmec
Call
No. QS

Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

BRITISH MEDICAL
Library
ASSOCIATION

SEINEM HOCHVEREHRTEN LEHRER

HERRN DR. W. FLEMMING,

GEH. REGIERUNGSRAT UND ORDENTL. PROFESSOR DER ANATOMIE IN KIEL,

UND

SEINEM LIEBEN BRUDER

DR. JOHANNES REINKE,

GEH. REGIERUNGSRAT UND ORDENTL. PROFESSOR DER BOTANIK IN KIEL,

IN

DANKBARKEIT ZUGEEIGNET.

BRITISH MEDICAL
Library
ASSOCIATION

Vorwort.

Seitdem sich neuerdings, namentlich auf Grund der Untersuchungen über die Selbstregulationsvorgänge der Organismen immer mehr herausgestellt hat, dass das Problem des Lebens mit dem Problem der zweckmässigen Gestaltung im tiefsten Grunde zusammenfällt und demnach in letzter Instanz dasselbe der Hauptsache nach ein Problem der Form, also ein morphologisches nicht direkt chemisches Problem sein dürfte, fesselt neben der Arbeitsleistung, welche dem Gebiet der Physiologie zufällt, die Intelligenz und Kunst des Aufbaus der maschinenartig wirkenden Einrichtungen des Organismus unser Interesse. Daher ist die allgemeine Anatomie im weitesten Sinne des Wortes, welche diesen Aufbau darzulegen hat, für die wissenschaftliche Medizin in unserer Zeit von weit grösserer Wichtigkeit geworden wie je zuvor.

In das Studium dieser allgemeinen Anatomie die Studierenden der Medizin einzuführen ist die Absicht vorliegenden Werkes. Um dies zu ermöglichen, ist die Form einer mehr referierenden Darstellung gewählt, und dabei vorausgesetzt, dass der Studierende im allgemeinen bereits in den Besitz der histologischen und embryologischen Einzelheiten gelangt ist, sodass mein Buch eine Ergänzung zu den gangbaren Lehrbüchern dieser Disciplinen bildet. Zugleich soll durch dieses Werk eine Brücke geschlagen werden zur Vor-

bereitung auf das Studium der eigentlichen medizinischen Fächer. Insofern dürfte dasselbe auch für den praktischen Arzt Interesse haben, wenn auch selbstverständlich nirgends auf pathologische und klinische Verhältnisse eingegangen ist.

Rostock im Frühjahr 1901.

Friedr. Reinke.

BRITISH MEDICAL
Library
ASSOCIATION

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Erkenntnistheoretische Einleitung 1

Die Wirklichkeit der Aussenwelt 2

Entsprechen unsere Vorstellungen dem wirklichen Wesen der Dinge? Der Kant-Schopenhauersche Skepticismus. Scheidung zwischen der Naturforschung und der spekulativen Philosophie. Die richtige Vorstellung der Aussenwelt ein Axiom. Sinnesempfindungen. Vorstellendes Subjekt. Wahrscheinlichkeitsbeweise für die Richtigkeit unserer Vorstellungen. Kleine subjektive Fehler.

Die Objektivität von Zeit und Raum 6

Zurückweisung der Skeptischen Auffassung. Raum und Zeit als Medium für die Bewegungen der Dinge. Die Begriffe von Zeit und Raum lassen sich nicht definieren sondern nur empfinden. Gründe für die wirkliche Existenz von Zeit und Raum in der Natur. Die Organisation unseres Gehirns ist der Anschauung von Zeit und Raum angepasst. Wir vermögen uns nur mittlere Grössen von Raum und Zeit vorzustellen. Mathematischer und physikalischer Raum.

Der kausale Zusammenhang des Geschehens 9

Die Natur ist bis zu einem gewissen Grade begreifbar. Aufgabe der Naturforschung den unbegreifbaren Rest möglichst einzuschränken. Erklärung der Natur. Hypothesen. Kirchhoffs Auffassung. Begriff der Kausalität. Totalursache, Partialursachen, Bedingungen. Die Ursache in ihrer Totalität ist unendlich und unbegreiflich. Fördernde und hemmende Bedingungen des Geschehens. Jede Bedingung hängt von einem Schwarm anderer Bedingungen ab. Ungleicher subjektiver Wert der Bedingungen. Der Kraftbegriff als symbolischer Hülfsbegriff in der Mechanik. Gefährlichkeit des Kraftbegriffes. Wichtigkeit der Entzifferung von Kausalbeziehungen. Der Satz: Wirkung ist gleich Ursache und seine Umkehrung gilt nur für ein abgeschlossenes System. Analytisches Experiment zur Bestimmung der nächsten Ursachen nach ihrem Ort, ihrer Zeit und ihrer Wirkungsweise. Zufall und Notwendigkeit.

Seite

Materie, Energie und Richtung 16

Alles Naturgeschehen ist Bewegung der Materie. Energiearten (mechanische, strahlende, thermische, elektrische und chemische Energie). Kinetische und potentielle Energie. Chemische Eigenschaften der Körper, Verbindungen und Elemente. Gesetz der Erhaltung der Materie. Atom ein Hülfsbegriff. Chemische und physikalische Auffassung des Atoms. Die Materie ist nur erkennbar durch die Wirkung ihrer Bewegungen auf unsere Sinnesorgane. Kraft und Kraftcentren. Spannkraft und lebendige Kraft gleich potentielle und kinetische Energie. Gesetz der Erhaltung der Energie: In jedem geschlossenen materiellen System ist die Summe der Energie konstant. Folgen dieses Gesetzes. Prinzip der Richtung. Verhältnis zwischen Energie und Richtung. Die organischen Formen sind bedingt durch die Richtungen der energetischen Prozesse.

Die Zwecke des Organismus 20

Ist die Zweckmässigkeit der Organismen eine gewollte oder eine gewordene? Empedokles. Darwin. W. Roux. Entstehung des Dauerhaften. Die Teleologie als erklärendes Prinzip ist nicht haltbar. Es giebt keinen Selbstzweck. Die Verwirklichung der Zwecke geschieht im Rahmen der Kausalität. Die Zweckmässigkeit ein fundamentaler Unterschied zwischen den Organismen und physikalisch-chemischen Vorgängen. K. E. von Baer. Zweckmässigkeit und Zielstrebigkeit. Beziehungen zwischen Kausalbegriff und Zweckbegriff. Der Organismus muss sowohl kausal als auch teleologisch begriffen werden. Woher stammt die immanente Zweckmässigkeit der Organismen? Dogma. Intelligenz.

Zellenlehre 25

Geschichtliches 25

Bau der Zelle 31

Der Zellleib 31

Protoplasma 31

Gemeinschaftlicher Träger des Lebens in allen Zellen. Unbestimmtheit des Protoplasmabegriffs. Protoplasma ist weder ein chemischer noch ein morphologischer Begriff sondern bezeichnet einfach die lebende Substanz der Zelle, sowohl des Zellleibes als auch des Kerns.

Chemische Zusammensetzung des Protoplasmas 32

Die Zusammensetzung des lebenden Protoplasmas ist unbekannt. Totes Protoplasma ist kein Protoplasma mehr. Eiweiss kein „Lebensstoff“. Chemische Analysen von Aethalium septicum nach J. Reinke und Rodewaldt. Das Protoplasma ist keine chemische Verbindung sondern ein kompliziertes Stoffgemenge. Jede Protoplasmaart besitzt ihre besonderen Chemismen (Huppert). Lokalisation der einzelnen Stoffe nach Kossel. Trennung von wesentlichen und unwesentlichen Bestandteilen. Nukleine. Wesentliche Bestandteile: Eiweissstoffe, Kohlenhydrate und anorganische Verbindungen.

Aggregatzustand des Protoplasmas 36

Das Protoplasma ist weder fest noch flüssig, vergleichbar dem Aggregatzustand gelatinierter Lösungen. Wechsel des Aggregatzustandes.

Seite

Struktur des Protoplasmas 37

Das Wesentlichste des Protoplasmas ist seine bestimmte Konfiguration, die formelle Struktur. Die chemischen Materialien sind dieselben wie das anorganische Material der Erdrinde. Die organischen Verbindungen entstehen, ausser in dem Laboratorium, synthetisch nur in den Zellen der Pflanzen und Tiere.

Metastrukturen 38

Die spezifische Struktur der Organismen liegt unterhalb der Schwelle des mikroskopisch Sichtbaren. Einteilung der elementaren Maschinenteile nach W. Roux. Bionten, kleinste lebensfähige Zellteile. Isoplassonten, Autokineonten, Automerizonten, Idioplassonten. Weitere Gründe für die Annahme von Metastrukturen. Funktionelle Metastruktur der Sehnen. Verhalten der Sehnen beim Eintrocknen und Quellen. Unveränderlichkeit der Längsdimension. Gespannte Sehnen verwandeln sich beim Kochen nicht in Leim. (Rollet, Roux). Dimensionelle Struktur der Muskelfasern und Nerven. $^9/_{10}$ aller Strukturen liegen unterhalb der Schwelle der mikroskopischen Wahrnehmung nach M. Heidenhain. Unauffindbarkeit der Muskelfibrillen. Gradueller nicht qualitativer Unterschied zwischen der histologischen Struktur und der Metastruktur. Radiärstrukturen der Leukocyten. Polstrahlung während der Mitose.

Sichtbare Strukturen des Protoplasmas 45

Gerüststruktur (Flemming) 45

Unterscheidung einer Filarmasse (Mitom) und einer Interfilarmasse (Paramitom). Die kontinuirliche Stränge, welche untereinander zusammenhängen, sind der Sitz der wichtigen Lebensvorgänge. Beide Substanzen bilden die lebende Zellsubstanz. Dotterkörnerbildung im Säugetierei. Beteiligung der Mitomfäden an den Bewegungen bei der Zellteilung und der Leukocyten. Das Fadenwerk kein Gerinnungsprodukt sondern am lebenden Objekt nachweisbar. Günstige Objekte zur Demonstration des Fadengerüstwerkes. Die Flemmingsche Gerüstlehre keine Theorie sondern Thatsache. Trajektorielle Natur gewisser Fadengerüste. Anpassungen an bestimmte Funktionen.

Körnerbildungen, Mikrosomen 47

Ehrlichsche Granula in den Leukocyten. Konzentrische Mikrosomenstrata nach van Beneden, M. Heidenhain. Erkennbarkeit der Fäden durch Einlagerung färbbarer Körner. Altmannsche Hypothese. Intergranularsubstanz. Die Granula sind keine Kunstprodukte.

Wabentheorie (Bütschli) 48

Die Waben des Protoplasmas sind nicht über 1 μ gross. Die Wabenstruktur entspricht den künstlichen Schäumen. Gültigkeit der Plateauschen Gesetze für das Protoplasma? Hauptsächliche Resultate der Bütschlischen Untersuchungen. Nur drei Lamellen stossen in einer Kante zusammen. Kleine Körner sammeln sich in den Knotenpunkten des Wabenwerkes. „Alveolarschicht“. Radiärstrahlige Stellung der Waben. Fibrillärstreifige Anordnung durch Wirkung von Zugkräften. Grösste Oberflächenentwickelung. Der Wabenbau ist der mathematisch-physikalisch beste des Protoplasmas. Osmotische Wirkung des Wabenbaues. Das Wachstum

Seite

des Protoplasmas geschieht nicht durch Teilung der Waben. Unabhängigkeit der Wabentheorie von der chemischen Zusammensetzung der Substanz. Schwierigkeit des sicheren Nachweises der Waben im Protoplasma. Pseudowabige Struktur.

Mark- und Rindenteil des Zellenleibes 51

Strukturen I.—III. Ordnung. Spongioplasma, Morphoplasma — Hyaloplasma. Steter Wechsel der Strukturen. Topographische Trennung der centralen Markzone und der peripheren Rindenzone. Die Rindenzone enthält die paraplasmatischen Bildungen. Wichtigkeit beider Teile für die Genese der Gewebe. Protoplasmatische Grenzschicht. Zusammenhang desselben mit dem Morphoplasmagerüst.

Polymorphie des Protoplasmas 53

Es giebt kein einheitliches Strukturprinzip des Protoplasmas. Die Struktur ist sowohl in verschiedenen Zellen als auch in ein und derselben Zelle einem grossen Wechsel unterworfen.

Das lebende Protoplasma 53

M. Heidenhains Untersuchungen an den Haaren der Blütenknospen des Kürbis. Körnchenströmung. Massenbewegungen des Protoplasmas. Fibrillierung der Protoplasmastränge. Radiärstreifige Plasmakugeln. Schaumstruktur. Direkte Beobachtung der alveolären Struktur am lebenden Protoplasma. Die Fibrillen liegen innerhalb der Schaumlamellen. Die Fibrillen formieren sich neu und können wiederum in Stücke zerfallen. Auftreten von Seilwellen an den fibrillierten Plasmasträngen.

Verschiedenheit der Form und Grösse des Zellleibes 59

Die Kugel als Grundform der jungen Zelle. Platte und sternförmige Zellen. Polyedrische, kubische und cylindrische Zellen. Spindelförmige und fadenförmige Zellen. Rabl's stereometrische Grundform der Zelle. Hauptachse und Nebenachsen. Grössenunterschiede der Zellen.

Zelleinschlüsse 60

Reserve- und Sekretstoffe. Trophoblasten. Pigmentzellen. Krystalloide Einschlüsse. Fett- und Schleimkörner. Vacuolisierung des Zellenleibes.

Der Zellkern . . . . . —

Keine Zelle ohne Kern. Kern + Protoplasma als lebensfähige Einheit. Gewisse Zellen können ihren Kern verlieren und stellen reduzierte Zellbildungen dar.

Form der Zellkerne 63

Frühere Auffassung des Zellkerns. Kernsubstanz. Wahrnehmbarkeit der Kerne durch Einwirkung von Reagentien. Verschiedene Formen der Zellkerne in den verschiedenen Tierklassen. Hufeisenförmige, strangförmige und verästelte Zellkerne. Polymorphe und fragmentierte Kerne. Loch- und Ringkerne. Mehrfache Kerne. Die Grösse des Kerns entspricht der Grösse des Zellleibes.

Seite

Struktur und Substanz des Zellkernes 65

Gerlachs Entdeckung der Färbbarkeit der Kerne. Feine Differenzierungen der Kernsubstanz. Färbbare Gerüstsubstanz des Kerns, Chromatin. Kernkörperchen. Kernsaft oder Kernzwischensubstanz. Verschiedenheit des Verhaltens gegen Säuren, Alkalien und Salze. Linin, Lanthanin und Ödematin. Kernmembran als protoplasmatische Verdichtungsschicht. Bedeutung der Kernmembran für die osmotischen Vorgänge. Verschiedene Anordnung und Masse der Kernsubstanzen in den verschiedenen Zellarten. Die beständigste Substanz des Kerns ist das Chromatin. Weitere Verschiedenheiten in den inneren Strukturen der Kerne. Kerne der Samenzellen. Aufquellung während der Befruchtung.

Central- oder Polkörperchen und Sphäre . . . . . —

Entdeckung der Centralkörperchen durch Eduard van Beneden. Nachweis des konstanten Vorkommens der Centralkörperchen. Beschreibung der Centralkörperchen. Vorkommen derselben in ruhenden Zellen. Sphäre. Boveris Lehre vom „Centrosoma". Die Centralkörperchen liegen nur ausnahmsweise im Kern. Die Streitfrage, ob sie aus dem Kern oder aus dem Zellleib entstanden sind, ist hinfällig. Die Centralkörperchen bestehen aus einer spezifischen, von Protoplasma chemisch differenzierten Substanz. Sie wachsen und teilen sich durch Knospung. Centrodesmose und Mikrocentrum. Näheres über den Begriff der Sphäre. Definition nach Flemming. Die Sphäre unterliegt einem grossen Wechsel und stellt eine in irgend einer Weise aus dem Zellleib differenzierte Substanz dar. Die Sphäre in den ruhenden Zellen. Bindegewebszellen, Pigmentzellen, Knorpelzellen, Leukocyten; Epithelzellen und Ganglienzellen. Sphärenähnliche Bildung im lebenden Protoplasma pflanzlicher Zellen. Künstliche Erzeugung von Sphären durch Kochsalz. Beziehungen der Centralkörperchen und Sphären zu den Zellteilungsvorgängen.

Die wichtigsten Lebenseigenschaften der Zelle 77

Vermehrung der Zelle 77

Vermehrungsfähigkeit der Masse des Zellprotoplasmas. Eine vollständige Neubildung kommt erfahrungsgemäss nicht vor. Zellleib, Zellkern und Centralkörperchen stammen stets von ihresgleichen ab. Die Verminderung der Masse wird durch unausgesetzten Zuwachs ausgeglichen.

Kernteilung 78

Zwei Arten der Kernteilung, direkte und indirekte.

Direkte Kern- und Zellteilung 78

Einfachheit des Vorgangs. Unterbleiben der Zellteilung. Bildung von zwei- oder mehrkernigen Zellen (Riesenzellen) oder fragmentierten Kernen. Beispiele der direkten Kernteilung. Wanderzellen, Drüsenzellen, Leberzellen des Menschen, Blasenepithelzellen, Hodenzellen u. s. w. Die direkte Kernteilung führt nicht zur Bildung eines lebenskräftigen Gewebes, sondern ist als eine Art Degeneration anzusehen (Infusorien). Künstliche Erzeugung einer direkten Kernteilung durch Äther.

Indirekte Kern- und Zellteilung. Mitose 79

Besonders günstige Objekte der mitotischen Teilung. Gewebszellen der Salamanderlarve, Furchungszellen von Ascaris megalocephala und der

Seite

Echinodermen. Ein ungeahnter Reichtum der Strukturen tritt im Zellkern während der Mitose auf. Unterscheidung mehrerer Phasen. Prophase. Umbildung des chromatischen Kerngerüstes in ein lockes Knäuel. Stärkere Lichtbrechung der Kernzwischensubstanz. Hervortreten des Liningerüstes. Längsteilung der Chromatinfäden und Segmentierung derselben. Auflösung der Kernkörperchen. Ausbildung der chromatischen Schleifen, Chromosomen. Entstehung des Polfeldes und des Gegenpolfeldes. Zahl der Chromosomen. Teilung der Centralkörperchen und Entstehung der Sphärenstrahlung (Polstrahlung). Auflösung der Kernmembran. „Kernraum". Vermischung der Kernzwischensubstanz mit dem Zellleib. Leitstrahlen. Halbspindeln.

Mesophase. Äquatorialplatte oder Mutterstern. Anaphase. Trennung der Spalthälften der Chromosome. Wanderung desselben zu den Polen. Doppelstern. Umbildung der Spindelfasern. Telophase. Rekonstituirung der Kernmembran. Verschiebung der Centralkörperchen gegen den Kern. Unsichtbarwerden des Centralkörperchens. Zellteilung. Abweichende Formen der Mitose. Die Chromosomen bilden Körner, Stäbe, Ringe. Veränderungen in der Zahl der Chromosomen. Asymmetrische Teilung der Chromosomen

Mechanik der Mitose 84

Schwierigkeit der Erklärung. Leitsätze von His. Centrierte Kräftepaare. Centren der Anziehung und Abstossung. Entstehen und Vergehen der Strahlungen. Das Strahlungsgebiet ist ein Kugelraum. Ausdehnung und Intensität. Gürtelzone des Astrosphärenpaares. Allseitige Ausbreitung der Strahlen. Die Spindel als sekundäre Differenzierung. Die Centren beherrschen die ganze Neubildung des Kerns. Kontraktions- und Expansionsphasen der Astrosphären. Die Bildung der membranösen Grenzschichten erfolgt unabhängig von den Centren. Peripherische Verdichtung des Zellleibes und centrale Verflüssigung desselben. Abrundung des Zellleibes. Zellkörper. Mitotischer Druck. Beobachtungen an den Zellen der Blutkapillaren. Messung des Drucks. Beginn desselben in der Prophase, Höhepunkt in der Mesophase, Abnahme in der Anaphase. Erklärungsversuch des Phänomens. Bedeutung der Protoplasmastrahlungen. Bedeutung derselben für die Mechanik der Mitose. Fols Theorie der magnetischen Kraftlinien. Diagramme elektrischer Kraftlinien. Bedeutung des Strahlenkreuzung. Beweis der trajektoriellen Natur der Zellstrahlungen. Verhalten der Polstrahlungen und der Spindel bei ungleich starken Kräftepaaren. Verhalten der Chromosomen. Bedeutung der trajektoriellen Strukturen. Wie kommen dieselben zu Stande? Die in den Centralkörperchen wirkenden Kräfte sind unbekannt. Elektrische oder magnetische Kräfte sind mit Sicherheit auszuschliessen. Spindel- und Polstrahlungen bilden eine statische Konstruktion, die sich in der Prophase aufbaut, in der Mesophase ihren Höhepunkt erreicht und in der Anaphase allmählich wieder abgebrochen wird. Innerhalb dieser statischen Konstruktion sind die lebenden Kräfte des Protoplasmas thätig.

Bedeutung der mitotischen Kernteilung und die Funktion des Zellkerns . 98

Unsicherheit unserer Kenntnis. Hypothetische Annahme der Vererbungsfunktion des Chromatins. Beteiligung des Kerns bei der Sekretion und der Regeneration. Befunde von Korschelt und Meves. Rouxs Auffassung über die indirekte Kernteilung. Nutzen des weitläufigen Tei-

Seite

lungsmodus. Teilung des Kerns seiner Masse und seiner Qualität nach. Molekulare Teilung der Mutterkörner. Verdoppelung der fungierenden Teile. Massensonderung und Translocierung. Qualitätenteilung. Gleiche und ungleiche Teilung der Qualitäten. Problem der Halbierung. Nutzen der Ordnung der Körner in Fäden. Erklärung der Knäuelform. Zweckmässigkeit der ganzen Vorkehrung.

Die Zellteilung 104

Die Durchschnürung geschieht senkrecht zur Spindelachse. Einstellung der Spindel. Zwei bevorzugte Richtungen. Zwischenkörperchen. Verdichtung des Protoplasmas an der Durchschnürungsstelle. Gleiche und ungleiche Grösse der Teilungsprodukte. Mikromeren. Ungenügende Kenntnis der Mechanik der Zellteilung. Rhumblers Ansicht.

Das M. Heidenhainsche „Spannungsgesetz" und seine Beziehungen zur Zellteilung 105

Struktur der Leukocyten. Mikrocentrum. Centrierung des Cytomitoms gegen das Mikrocentrum. Querverbindungen der Zellfäden. Vergleich der Struktur mit der Knochenspongiosa. Die Radiärfasern enden an der Zellperipherie. Verhältnis des Kerns zu den Zellfäden. Gegenseitiges Lageverhältnis von Mikrocentrum, Kern und Zellsubstanz. „Zellenachse." Innere Form der Zelle. Theorie der Insertionsmittelpunkte und Theorie der materiellen Herrschaft der Centralkörperchen. Annahme der elastischen Spannung. Prinzip der Kräfteersparnis. Vergleich mit der Muskelfibrille. Spannungsgesetz des centrierten Mitoms. Schlussfolgerungen aus dem Spannungsgesetz. Sekundäre Abweichungen. Einwände gegen die Gültigkeit des Spannungsgesetzes. Einfluss des Spannungsgesetzes auf den Verlauf der Mitose. Ausgleich vorhandener Spannungsdifferenzen. Entlastungsverkürzungen. Die Frage der Spindeleinstellung im Lichte des Spannungsgesetzes. O. Hertwigs und Rouxs Ansichten. Modelle zur Ermittelung der mechanischen Wirkung des Spannungsgesetzes. Weitere Widerlegungen der gegen das Spannungsgesetz vorgebrachten Gründe. Das Spannungsgesetz beherrscht keineswegs die ganze Mechanik der Zelle. Heuristischer Wert des Spannungsgesetzes. Das Problem des einschichtigen Cylinderepithels. Rabls neues Zellschema.

Bewegungsvorgänge . . . . . —

Automatische Bewegung nackter Zellen. Amöboide Bewegung, Glitschbewegung, Bewegung der Leukocyten. Physikalische Erklärung der amöboiden Bewegung. Öltropfen und Ölschäume. Rhumblers Theorie. Entstehung eines Verdichtungsgefälles im Protoplasma, Vergrösserungen und Verkleinerungen der Oberfläche. Lokalbeschränkte Herabminderung der Oberflächenspannung. Die amöboide Bewegung beruht bei jeder Zellart auf verschiedenen Vorgängen. Untersuchungen von His über die Zellbewegungsformen des Salmonidenkeims. Das Morphoplasma ist die aktiv bewegliche Substanz, das Hyaloplasma spielt eine mehr passive Rolle und ist stets von einer morphoplasmatischen Haut überzogen. Die Erschlaffung der Grenzschicht bedingt eine periphere Ausbreitung von Hyaloplasma, die Kontraktion bringt sie zum Schwinden. Fingerförmige Plasmafortsätze der Keimzellen. Umprägung solcher Zellen zu epithelartigen Schichten. Selbstordnung der Furchungszellen nach W. Roux.

Seite

Cytotropismus, Cytolisthesis, Cytarme, Cytochorismus. Selbstgestaltung der Zellen. Die Plateauschе Gesetze als vollziehende Wirkungsweisen nach Berthold, O. Bütschli, G. Quincke. Rouxs entgegengesetzte Ansicht. Ähnlichkeiten organischer und unorganischer Vorgänge brauchen nicht gleiche Ursachen zu haben. Die zeitliche und örtliche Verschiedenheit der Oberflächenspannungen beruht in erster Linie auf der typischen Besonderheit der Zelle, erst sekundär treten die Plateauschen Gesetze in Aktion. Herrschaft der Individualität der Zelle, der sich die physikalischen Gesetze unterordnen. Genaueres über den Cytotropismus. Methode der Untersuchung. Direkte Näherung der Zellen, Entgegenstreckung und Zellwanderung. Amöboide Bewegung der Furchungszellen. Cytotropismus von Zellkomplexen. Negativer Cytotropismus. Charakterisierung der Näherungen. Hemmungen des Cytotropismus. Nur typische Verschiedenheiten des Cytotropismus können auf die Ontogenese von Einfluss sein. Mechanismus des Cytotropismus. Einfluss der Chemotaxis.

Gestaltende Thätigkeit 143

Assimilation und Wachstum. Die organische Gestaltung lässt sich nicht direkt chemisch erklären. Die chemischen Veränderungen eines sich entwickelnden Tieres sind nicht die Ursache sondern die Folgen der formalen, strukturellen Entwickelung (Roux). Periode der ersten Anlage und des selbständigen Wachstums und Periode des funktionellen Reizlebens. Vorbedingungen des Wachstums sind Wärme, Licht, Nahrung, Schwerkraft und mechanischer Druck und Zug. Beispiel der keimenden Erbse. Geformte und ungeformte Stoffwechselprodukte des Protoplasmas. Formative Thätigkeit der Zelle nach M. Schultze. Dotterplättchen, Pigmentkörner. Eiweisskrystalloide. Trophoblasten. Stärkebildner. Chlorophyllkörner. Äussere Plasmaprodukte. Pellicula. Crusta. Cuticula. Intercellularsubstanzen.

Irritabilität oder Reizbarkeit 148

Definition des Reizes. Äussere und innere Reize. Die Wirkung des Reizes hängt von der spezifischen Struktur der Zellen und Organe ab. Die Reizbarkeit ist nichts Mystisches. Die Reizbarkeit bildet keinen fundamentalen Unterschied zwischen den Lebendigen und den Unbelebten. Dauer der Reizwirkung. Reizleitung. Disproportionalität zwischen Reiz und Reizwirkung. Reizbarkeit als Auslösungsvorgang. Vergleich mit maschinellen und chemischen Auslösungen. Hemmungsreize. Notwendigkeit des Vorhandenseins eines labilen Gleichgewichts für die Reizbarkeit. Das Wort Reiz ist sprachlich auf die Organismen zu beschränken. Heliotropismus. Geotropismus. Chemotropismus. Sehr schwacher anhaltender Druck eines festen Körpers wirkt auf gewisse Pflanzen reizauslösend, während der sehr viel bedeutendere Druck des fallenden Regentropfens wirkungslos bleibt. Polare Wirkungsweise der Erregung an Nerven und Muskeln. Wirkung chemischer Reize auf Bakterien. Wirkung des Sauerstoffs nach Engelmann. Wirkung der Apfelsäure nach Pfeffer. Wirkung entzündungserregender Flüssigkeiten auf die Leukocyten. Befruchtung als Wachstumsreiz. Können Reize dauernde Veränderungen der Organismen erzeugen? Erhöhung der Assimilisationsfähigkeit und Regeneration durch Reize bis zur Überkompensation. Kolossale Vermehrung der Bakterien durch Steigerung der Nahrungszufuhr. Bildung des Chlorophylls durch den Lichtreiz.

Seite

Einfluss des Lichts und der Wärme auf die Entwickelung und den Stoffwechsel. Hemmungen durch Erschütterungen. Verschiedene Reize kräftigen verschiedene lebenskräftige Qualitäten (Roux). Wirkung der funktionellen Reize. Abhängigkeit der Zellen von der Reizwirkung.

Befruchtung 158

Vermehrung der Organismen ohne Befruchtung. Spaltspitze, Protozoen. Vermehrung der Organismen mit Befruchtung. Infusorien, Metazoen. Befruchtung als reines Zellphänomen. Oskar Hertwigs Entdeckung der Kernverschmelzung. Geschlechtszellen. Spermie und Eizelle. Konjugation. Befruchtungsakt bei den Infusorien. Hermaphroditische Tiere. Trennung der Geschlechtsorgane. Differenzierungen der männlichen Geschlechtszellen. Entwickelung der Spermien. Urgeschlechtszellen, Spermatiden, Spermatocyten, Spermatogonien. Entwickelung der Eizellen. Urgeschlechtszellen, Ovogonien, Ovocyten. Reifung der Eizelle. Richtungskörperchen. Verhältnisse bei der Maus nach Sobotta. Reduktion der Chromosomen. Teilungs-, Vermehrungs-, Wachstums- und Reifungsperiode der Geschlechtszellen. Überproduktion der Geschlechtszellen als Mittel zur Erhaltung der Art. Genaues über den Befruchtungsakt. Eindringen der Spermie. Veränderungen der Vorkerne. Verhalten der Centralkörperchen. Amöboide Bewegung der Vorkerne. Rouxs Selbstkopulation gefärbter Chloroformtropfen auf Karbollösung zur Demonstration der Befruchtung. Der Mechanismus der Zusammenführung beider Kerne. Penetrations- und Kopulationsbahn. Koinzidenz des Sameneintrittsmeridians mit dem Kopulationsmeridian. Bestimmung der Richtung der ersten Teilungsebene durch die Richtung der Kopulationslinie. Teilung des männlichen Centralkörperchens. Verschwinden der Kernmembran. Teilung des Chromatins in zwei gleiche Portionen. Zunächst findet keine Verschmelzung des männlichen und des weiblichen Chromatins statt. Nach Ablauf der Mitose ist eine Unterscheidung beider Chromatinsorten nicht mehr möglich. Die Centralkörperchen der neu entstandenen Furchungszellen stammen von männlichen Centralkörperchen ab. Bei der Befruchtung verschmilzt auch männliches und weibliches Protoplasma. Spermie und Eizelle haben ihre Fähigkeit zur selbsthätigen Teilung verloren. Wesen der Befruchtung nach Waldeyer. Perfektwerden der Befruchtung. Boveris Theorie der Befruchtung. Wozu dient die Befruchtung?

Vererbung 171

Ausserordentliche Kraft der Vererbung. Besondere Strukturen in den Geschlechtszellen als Träger der Vererbung. Wahrscheinlich sind diese im Kern zu suchen, doch kann das Protoplasma nicht ganz ausgeschlossen werden. Stützen für die Kerntheorie der Vererbung. Nägelis Idioplasma. Bedeutung der Reduktionsteilung für die Vererbung. Boveris Experimente. Zusammensetzung der Erbsubstanz. Theorien der materiellen Übertragung der Erbsubstanz. Ergänzung der Erbsubstanz. Die Hypothese von J. Sachs der spezifischen, chemischen Stoffübertragung. Bedenken gegen diese Hypothese. Weismanns Theorie der Biophoren, Determinanten und Iden. Erbgleiche und erbungleiche Kernteilungen. Aktives Keimplasma. Nebenkeimplasma. Die Entstehung und Lenkung der Biophoren lässt sich chemisch-physikalisch nicht vorstellen. Neuere Umgestaltung der Theorie durch Weismann. Erbungleiche Teilung des Idio-

Seite

plasma nach O. Hertwig. Theorie der Biogenesis. Überbrückung der Kluft zwischen Evolution und Epigenese. Theorie der dynomischen Übertragung nach J. Reinke. Die Vererbung besteht in der Übertragung von Bewegung. Der Zwang der Vererbung haftet an der Materie der Zellen und ist in den Kern zu verlegen als dem materiellen System von spezifischer Konfiguration und spezifischer Bewegung. Durch die Kernteilung entstehen mehrere materielle Systeme von gleicher spezifischer Beschaffenheit. Vergleich mit einem Uhrwerk. Besondere dirigierende Kräfte bewirken den dynamischen Vorgang der Vererbung. (Weiteres über Vererbung siehe unter „funktionelle Anpassung".)

Maschinentheorie und Dominantenlehre 179

Lotzes Kräfte zweiter Hand. Maschinenstruktur. Descartes. Unterschiede zwischen menschlichen Maschinen und Organismen. Grenzen einer zulässigen Maschinentheorie der Organismen. Mechanische Arbeit. Energiewechsel. Hemmungsvorrichtungen und Auslösungsvorgänge. Selbstregulierungen. Die immanente Intelligenz, welche das Material der Maschine durchgeistigt, ist transcendent vom Erfinder in sie hineingelegt. Die Energetik reicht nicht aus zur Erklärung einer Maschine. Die Energien werden von intelligenten Kräften gelenkt. Die intelligenten Kräfte bestehen in der Konfiguration der Maschine, sie werden als „Dominanten" bezeichnet. In den Maschinen walten die gleichen Naturgesetze wie in der anorganischen Welt, die nur gebeugt werden durch den intelligenten Willen des Menschen. Verschiedene Ordnungen der Dominanten. Die Dominantenlehre ist keine Hypothese sondern eine Abstraktion. Dominanten der Organismen. Alle chemischen Prozesse der Organismen beruhen auf Dominanten, die wie bewusste intelligente Chemiker arbeiten. Erhaltungs-, Wachstums-, Fortpflanzungs- und Vererbungsdominanten. Integraldominante des Gehirns. Die intelligenten Kräfte der Dominanten sind selbstverständlich unbewusst. Ihre Einwirkung auf die Energien ist vollkommen dunkel. Wechselbeziehungen zwischen Energien und Dominanten. Dominanten erzeugen neue Dominanten. Vorteile der Dominantenlehre. Es sind Symbole als Mittel zur Darstellung biologischer Vorgänge. Notwendigkeit der Einführung dieses Begriffes. Die Dominantenlehre ändert nichts an der Methode der Naturforschung.

Urzeugung 186

Unsere gänzliche Unkenntnis. Dogma. Lehre des Empedokles. Rouxs Hypothese der allmählichen Züchtung der selbstthätigen Zelleigenschaften. Züchtung von Regulationsmechanismen. Vergleich des Lebendigen mit der Flamme. Bestimmte Form der Flamme ohne Regulationsmechanismus nicht denkbar. Schwierigkeiten der Vorstellung einer Urzeugung nach J. Reinke.

Grundprinzipien der Entwickelung 192

Rouxs Entwickelungsmechanik. Analyse des Begriffes Entwickelung. Epigenesis und Evolution. Neugebildete Manigfaltigkeiten in der anorganischen Natur. Umwandlung verborgener Manigfaltigkeit. Verbindung von Evolution und Epigenesis. Drei Typen der Entwickelung nach Roux. Die individuelle Entwickelung ist nicht die notwendige Folge des Lebensprozesses an sich. Selbstdifferenzierung und abhängige Differenzierung. Topographie der zusammenwirkenden Differenzierungsursachen.

Seite

Bedeutung des Furchungsprozesses 195

Typische Richtungsbeziehungen der drei ersten Furchen des Eies zu den drei Hauptebenen des Embryos. Anachronismen in der Entstehung der Furchen. Beweisführung nach Roux. Bestimmung der ersten Teilungsrichtung durch die Kopulationsrichtung. Methode der künstlich lokalisierten Befruchtung nach Roux. Teilungsrichtung und Sonderungsrichtung, Abhängigkeit der Richtung der Teilungsfläche von der Einstellung der Kernspindel. Teilung des Zelleibes. Funktionelle Bedeutung des Zusammenfallens der ersten Teilung des Furchungskernes mit der Kopulationsrichtung.

Das Prinzip der Selbstdifferenzierung 202

Wichtigste Grundfrage der embryonalen Entwickelung. Die Ursache der Entwickelung liegt im befruchteten Ei selbst. Äussere Einflüsse wie Schwerkraft, Licht, Wärme und Zutritt des Sauerstoffes sind nur accessorische Vorbedingungen der normalen Entwickelung.

Lokalisation der Entwickelungsursachen innerhalb des Eies 204

Direkte typische Entwickelung. Nicht alle Eisubstanz ist zur Entwickelung nötig. Lokalen Störungen am Ei entsprechen lokale Störungen am Embryo. Rouxs Anstichversuche. Methode. Das Ei entwickelt sich durch Selbstdifferenzierung nicht durch differenzierende Wechselwirkungen seiner Teile. Nach Abtödtung einer Furchungszelle entsteht ein normaler halber Embryo (Hemiembryo lateralis). Experimentelle Erzeugung von vorderen halben und Dreiviertelembryonen. Halbbildungen bei Säugetieren (Hemitheria Anterior). Direkte typische Entwickelung. Topographischer Sitz der differenzierenden Ursachen, Mosaikarbeit.

Indirekte, atypische Entwickelung 207

Zusammenwirken der Teile zum Ganzen. Weitgehende Abhängigkeit der Teile vom Ganzen. Regulationsmechanismen. Grössere Ausbildung derselben in den niederen Stufen der Organisation. Die Entwickelung der höheren Organismen ist in typische Rahmen eingeengt und an engbegrenzte Mechanismen gebunden. Entdeckung der Postgeneration durch Roux. Nach Tötung der einen Eihälfte wird die ursprüngliche Halbbildung nachträglich zu einem vollkommenen Individuum ergänzt. Überwanderung der Kerne in die zerstörte Dottermasse. Teilung derselben. Abstossung unbrauchbarer Reste. Umbildung der cellulierten Dottermasse in typische Keimblätter von den differenzierten Keimblättern aus. Einfluss der Unterbrechungsfläche. Differenzierender Einfluss der Seitenflächen der Epithelzellen. Ergänzung der Halbbildung ohne Beteiligung der operierten Furchungszelle. Übergangsstufen. Die auslösenden Ursachen der Postgeneration. Vorkommen von kleinen Störungen bei den Vorgängen der Postgeneration. Postgeneration der Keimblätter nach Barfurth. Die Keimblätter bewahren ihre Eigenart. Abweichende Resultate von Driesch und O. Hertwig. Das Idioplasson der typischen Entwickelung wird durch die erste Furchung qualitativ ungleich geteilt. Das Reserveidioplasson der Postgeneration ist in den vier ersten Furchungszellen gleichvermögend und totipotent. Die typische Entwickelung kommt nicht rein vor. Notwendigkeit der Regulationsmechanismen für die Organismen. Verschiedenheiten funktionell gleicher Zellen. Nachbarschaftswirkungen.

Seite

Differenzierung der verschiedenen Zellarten 212

Rein cellulärer Vorgang der Differenzierung. Der Kern mit dem umgebenden Protoplasma als Hauptdifferenzierungsgebilde. Markteil der Zelle, Protoblast (Energide). Rindenteil der Zelle, Alloplasma, parablastische Substanz. Der Markteil als Sitz der unbewusst intelligenten Kräfte bildet den Rindenteil. Die parablastische Substanz des Rindenteils ist der Sitz der organischen Maschinenteile. Verschiedene Arten parablastischer Bildungen. Das Hämoglobin der roten Blutkörperchen. Stützsubstanzen. Intercellularsubstanzen. Anlage der Fibrillen. Epithelien. Fasern der Epidermis. Faserung der Cylinderepithelien. Protoblast und Parablast der Drüsenzellen. Die Sekretion der Schleimzellen. Muskelgewebe. Netzförmige Struktur der quergestreiften Muskelfaser. M. Heidenhains allgemeines Strukturprinzip. Nervenzellen. Neurogliazellen. Verhältnis des Zellenleibes der Fibrillen. Neurontheorie. Allgemeine Erwägungen über die Thätigkeit der Protoblasten.

Zellverbindungen 223

Cytotaxis. Framboisia. Epitheliophilie. Desmotropismus. Allophilien. Neuro-Epitheliophilie. Neuro-Desmophilie. Neuro-Myophilie. Protoplasmaverbindungen multicellulärer Pflanzen. Verbindungen der Bindegewebszellen, der Epithelzellen, der Muskelfasern. Bedeutung der direkten Zellverbindungen. Vorteile der Abgrenzung der Organe und Gewebe in kleinste Elementarorganismen.

Funktionelle Anpassung 227

Vergrösserung der Dauerfähigkeit der Lebewesen durch Anpassung der Organe an die Funktion. Darwins Prinzip der Selektion. Lamarcks Prinzip der Wirkung des Gebrauches und des Nichtgebrauches. Entstehung zweckmässiger Strukturen nach Roux. Umfang der funktionellen Anpassung. Zurückführung aller funktioneller Anpassungen auf die trophische Wirkung der funktionellen Reize und auf die Ausbreitung dieser in den Geweben (Roux). Art der Wirkung. Grundgesetze der funktionellen Anpassung. Funktionelle Anpassung der Skeletmuskeln, der Eingeweidemuskeln, der Sehnen, des lockeren Bindegewebes, der Lymphdrüsen, der Epidermis, der Ganglienzellen. Besondere Beispiele: Fascien, Perimysium internum, Trommelfell, Blutgefässe. Scheinbare Durchbrechung der physikalischen Gesetze durch die wunderbaren Eigenschaften der Blutgefässwandungen. Einfluss des Centralnervensystems nach Roux und Barfurth. Einfluss der Vererbung. Weismanns Lehre von der Kontinuität der Beschaffenheit des Keimplasmas.

Die funktionelle Anpassung der Skeletteile 235

Statische Funktion der Knochen. Die Knochenstruktur wird durch die funktionelle Anpassung erklärt. Abweichungen ändern an diesem Prinzip nichts. Die Ausbildung der Knochenstruktur geschieht durch den funktionellen Reiz. Die Knochenbälkchen bilden sich aus in den Richtungen des stärksten Druckes und Zuges, während die an entlasteten Stellen liegenden schwinden. Mit dem geringsten Aufwand von Material wird die höchst möglichste Stützfähigkeit erzielt. Thätigkeit der von Reiz getroffenen Knochenbildungszellen. Rolle der Vererbung. E. Zschokkes Befunde. H. v. Meyer, Culmann, J. Wolff. Krahnkonstruktion des

Seite

proximalen Femurendes. Reine Biegungskonstruktion des Radius des Delphins nach Roux. Struktur einer knöchernen Kniegelenksankylose nach Roux. Mechanische Selbsterzeugung von Trajektorien. Analyse des Präparats durch Gummimodelle. Definition der Trajektorien. Druck-, Zug- und Scheertrajektorien. Funktionelle Orthopädie. Wirkungen des schwachen und des starken Druckes auf die Knochensubstanz nach H. H. Hirsch. Wie entsteht das Knochenrelief? Nachweis der funktionellen Gestalt der Tibia durch H. H. Hirsch. Mechanische Beanspruchung langer Röhrenknochen. Querschnitte von gleicher Festigkeit. Das platyknemische Schienbein.

Funktionelle Selbstgestaltung des Bindegewebes 266

Bau der Schwanzflosse des Delphins nach Roux. Makroskopische Beschreibung. Feinerer Bau der Flossenflügel. Funktion der Schwanzflosse. Wechsel der Festigkeit. Hervorbringung allartiger Widerstandsfähigkeit mit einem nur zwei Arten von Widerstandsfähigkeit, Zug- und Druckfertigkeit besitzenden Material. Untersuchungen der allgemeinen Bedingungen der Biegungskonstruktion am Gummimodell. Trennung von Zug- und Druckfaserlagen. Die Zugfasern müssen den Richtungen der Biegungslinien entsprechen und als zwei Schichten die mittlere Druckschicht zwischen sich fassen. Die Druckschicht muss aus Lamellen bestehen, welche senkrecht zu den Biegungslinien verlaufen. Die Lamellen müssen aus zwei rechtwinklig aufeinanderstehenden Fasersystemen bestehen und durch Abscheerungsfasern miteinander verbunden sein. Nachweis dieser allgemeinen Charaktere an der Flosse. Sekundäre Abweichungen der Flosse von einer reinen Biegungskonstruktion. Entstehung der Flosse als Ganzes durch Personalauslese und Entstehung der Struktur der Flosse bei gegebener Gestalt durch funktionelle Teilauslese. Spezifische Qualität der Bindegewebszellen. Der celluläre Faktor bei der Entstehung zweckmässiger Strukturen.

Funktionelle Struktur der Epidermis 283

Funktion der Epidermis, Wie vermögen die weichen Epidermiszellen der Keimschicht dem Druck-, Zug- und Schubbeanspruchungen zu widerstehen? Die Protoplasmafasern. Topographische Anordnung derselben. Besondere Bedeutung der Cylinderzellen. Beanspruchung ihrer Fasern auf Zug. Funktionelle Struktur der Haarrindensubstanz.

Regulationsvorgänge 286

Transplantation 286

Pfropfung und Veredelung in der Gärtnerei. Transplantation an Tieren. Drei Faktoren, von denen der Erfolg der Transplantation abhängt. Transplantation einzelner Gewebe und Organe. Verwachsungsversuche von Trembley, G. Wetzel, Joest und Morgan. Borns Experimente an Froschlarven. Methode. Ermöglichung der Experimente. Verhalten der Epidermis zur Wundfläche. Teilstücke von Larven bleiben am Leben und wachsen auf Kosten des Dottergehalts. Das Fehlen des Gehirns übt keinen Einfluss auf das Wachstum und die Differenzierungsvorgänge. Selbstdifferenzierungsvermögen der Teile. Wegfall normaler Nachbarschaft hat keinen Einfluss. Abschluss röhrenförmiger Organe an der Schnittfläche. Verwachsungen von Teilstücken. Bedingungen des Gelingens. Rolle der

Seite

Cytotaxis. Die Doppeltiere lassen sich bis nach beendeter Metamorphose aufziehen. Genaueres Verhalten der Verwachsungsverhältnisse. Gleichartige Gewebe bilden ein Continuum, ungleichartige werden durch Bindegewebe aneinander gelöthet. Artungleiche Verwachsungen. Funktionelle Verwachsung. Symbiose. Verlängerte Larven. Es giebt keine Individuen, sondern nur Personen. Die normale Entwickelung ist anfänglich hauptsächlich Selbstdifferenzierung und verläuft zunächst ganz unabhängig vom Centralnervensystem (Born). Bestätigung dieser Resultate durch Schaper.

Regeneration 295

Definition nach Barfurth. Unterscheidung von physiologischer und pathologischer Regeneration. Allgemeines Vorkommen der Regeneration. Die Stärke der Regenerationsfähigkeit nimmt ab mit der ontogenetischen und phylogenetischen Entfernung vom Elementarorganismus (Ei, Zelle). Die Regeneration geschieht durch mitotische Zellteilung. Regeneration der Eizellen. Regeneration einzelliger Organismen. Verhalten des Kerns. Regeneration der Keimblätter. Regeneration der Gewebe. Reihenfolge, in der sich die Gewebe regenerieren. Superregenerative Bildungen. Die Achse des Regenerationsstückes stellt sich senkrecht zur Schnittfläche. Regenerative Cauda bifida (Barfurth). Reichliche Ernährung hat keinen, die Höhe der Temperatur grossen Einfluss auf die Regeneration bei Kaltblütern. Die Linsenregeneration nach Collucci und G. Wolff. A. Fischels Resultate. Entdifferenzierungsprozess. Variationen. Doppelbildungen. Unzweckmässigkeiten mancher Regenerationsprodukte. Theoretische Betrachtungen. Ansichten über die Regeneration von H. Spencer, Rauber, Barfurth, Roux, O. Hertwig, Pflüger, Weismann, A. Fischel, G. Wolff, Driesch, Morgan, J. Reinke und Nägeli.

Korrelationen unbekannter Art 308

Geschlechtsdrüsen und sekundäre Sexualcharaktere. Einfluss des Schilddrüsensekretes. Aderlässe und Bluterneuerung.

Erkenntnistheoretische Einleitung.

Um in dem Chaos der Einzelheiten unserer Wissenschaft den verknüpfenden Faden nicht zu verlieren und um zugleich einen möglichst hohen Standpunkt zu gewinnen, von dem aus wir eine freiere Überschau über die begrenzten Gebiete der Forschung erhalten können, ist es nötig, die gegebenen Resultate in Zusammenhang zu bringen, sie von einem höheren, allgemeinen Gesichtspunkte aus zu betrachten. Dies kann nur erreicht werden, wenn wir uns auf den Standpunkt der Erkenntnistheorie stellen. Das hat Rudolf Virchow, der Schöpfer der modernen Biologie, erst kürzlich betont, indem er sagte: „Vor allen Dingen vermisse ich in unserer medizinischen Entwickelung die Ausbildung der Erkenntnistheorie*)."

Man hüte sich aber vor dem Irrtum, als ob die Erkenntnistheorie für die medizinische Wissenschaft jemals einen direkten, praktisch verwendbaren Nutzen bringen könnte, den man nach Mass und Gewicht zu bestimmen im Stande wäre. Das ist ganz ausgeschlossen. Wer solche Erwartungen hegt, wird selbstverständlich enttäuscht werden. Die Vorteile des erkenntnistheoretischen Studiums sind allerdings unwägbar und unmessbar, aber deshalb dürfen sie doch nicht unterschätzt und ohne Schaden vernachlässigt werden. Die Hauptbedeutung der Erkenntnistheorie liegt meiner Meinung nach darin, dass sie die Köpfe klar macht, und dadurch vor manchem Irrtum bewahrt. Während auf anderen Gebieten der Naturwissenschaften der Wert der Erkenntnistheorie schon lange erkannt und dieselbe eine besondere Ausbildung erfahren hat, ist dieselbe auf dem Gebiet der Biologie erst in neuerer Zeit mehr zur Geltung gelangt, zum grossen Vorteil der Entwickelung dieser Wissenschaft. Dagegen hat man es bisher fast ängstlich vermieden, in den

*) Sitzung des preussischen Abgeordnetenhauses, 13. III. 1899.

für die Studierenden der Medizin bestimmten Lehrbüchern die Grundlagen der Erkenntnistheorie in verständiger und beschränkter Weise klar zu legen, die erkenntnistheoretischen Voraussetzungen unserer Wissenschaft den Studierenden in knapper Form zugänglich zu machen. Und doch sind sie die selbstverständliche Grundlage aller unserer Erwägungen über die Grundprobleme unserer Wissenschaft. Es erscheint mir daher für ein Buch, welches die Grundzüge der allgemeinen Anatomie den Studierenden zeichnen will, ein Bedürfnis, ja eine Notwendigkeit zu sein, die allgemeinen, erkenntnistheoretischen Voraussetzungen voranzuschicken. Ich schliesse mich darin im allgemeinen den ausserordentlich klar geschriebenen Auseinandersetzungen meines Bruders, des Kieler Botanikers J. Reinke an, welche derselbe besonders in einem grösseren Werk „Die Welt als That, Umrisse einer Weltansicht auf naturwissenschaftlicher Grundlage", niedergelegt hat, das ich nur jedem Mediziner zur Lektüre empfehlen kann.

Die Wirklichkeit der Aussenwelt.

Die medizinische Wissenschaft hat es, wie die gesamte Naturwissenschaft, von der sie nur einen Teil bildet, mit der Erkenntnis der Dinge in der Welt und ihren Wirkungen zu thun, welche wir in unserem Gehirn empfinden und in unserem Geist uns vorstellen.

Die erste Grundfrage, welche wir an die Erkenntnistheorie stellen, ist die: sind die Vorstellungen, welche wir uns von den Dingen machen im allgemeinen richtig, entsprechen sie dem wirklichen Wesen dieser Dinge?

Für den einfachen naiven Realisten, begabt mit gesundem Menschenverstand, wird die Beantwortung dieser Frage in positivem Sinn nur natürlich, ja selbstverständlich erscheinen. Allein vom wissenschaftlichen Standpunkt aus muss man doch einmal darüber nachgedacht haben, ob wir gute Gründe zu der Annahme haben, dass die „Dinge an sich" sich wirklich mit den „Dingen unserer Vorstellung" decken. Eine Annahme, welche selbstverständlich die notwendige Voraussetzung aller Naturforschung zu sein scheint.

Unsere Vorstellungen über die Dinge der Aussenwelt beruhen darauf, dass diese zunächst eine Einwirkung auf unsere Sinne ausüben, also, dass wir sie sehen, hören, fühlen, riechen und schmecken. Unsere Sinneswerkzeuge teilen diese Wirkungen auf dem Wege der Nervenleitung unserem Gehirn mit, das dieselben zu Vorstellungen unseres Bewusstseins verarbeitet.

Der Skepticismus, welcher die Dinge bis zum Äussersten zu treiben liebt, kommt in seinem Zweifel auf die Frage: Sollte nicht viel-

leicht unser Gehirn wesentlich falsche Vorstellungen von den Dingen, welche unsere Sinne erregen, bekommen? Es könnte doch sein, dass die Dinge sich nicht mit unserer Vorstellung deckten, dass unsere Vorstellung nur eine grosse Täuschung wäre, ja dass die ganze Welt der Erscheinungen überhaupt nur in unserem Gehirn sich abspielte, die Wirklichkeit aber eigentlich direkt nichts mit diesen Vorstellungen zu thun hätte. Es scheint als ob für besonders abstrakt und spekulativ veranlagte Köpfe diese Ansicht etwas besonders Verführerisches hat. Für weniger in dieser Richtung beanlagte Menschen wirkt dieser Ideengang der philosophischen Skeptiker aber wohl ähnlich grauenerregend wie der Anblick des auf dem Thurmseil einen Strom überschreitenden Seiltänzers.

Für den Naturforscher ist dieser Gedankengang des Skepticismus durchaus unannehmbar, weil ein Gegensatz von der Welt „an sich“ und der Welt „für uns“, wie die Kant-Schopenhauerschе Lehren ihn insceniert haben, das Ende aller Forschung bedeuten würde. Darüber muss man sich klar werden und deshalb auf eine reinliche Scheidung zwischen der Naturforschung und der abstrakt spekulativen Philosophie bestehen. Allerdings muss andererseits auch betont werden, dass es sich nicht im mathematischen Sinne beweisen lässt, dass die Welt der Erscheinungen keine Sinnestäuschung ist, vielmehr müssen wir diesen Satz einfach als Axiom hinnehmen. Wir begnügen uns darauf hinzuweisen, dass die Zweifler ihre Ansicht ebensowenig mathematisch beweisen können, dass sie daher auch nicht in der Lage sind die Möglichkeit unseres Axioms zu bestreiten. Nun lässt sich aber darthun, dass für die Wahrscheinlichkeit, dass unsere Sinne uns im grossen und ganzen eine richtige Vorstellung von der Aussenwelt geben, sich eine ganze Reihe von Gründen anführen lassen, von denen einige hervorgehoben sein mögen.

Zunächst ist es zweckmässig sich klar zu machen, dass unsere Sinnesempfindungen nicht das Wesen der Dinge selbst bedeuten, vielmehr können unsere Sinneswerkzeuge niemals mehr leisten als dass sie die Wirkung der Dinge auf sich, entsprechend ihrer spezifischen Konstruktion, unserem Gehirn mitteilen. So kann ein und dieselbe Ursache, je nachdem sie auf unsere, so verschieden organisierten Sinnesorgane einwirkt, durch diese, in Form sehr verschiedener Empfindungen unserem Gehirn mitgeteilt werden. So wird ein elektrischer Strom, der auf unser Auge einwirkt, diese erregende Wirkung dem Gehirn durch den Sehnerven als Lichtempfindung anzeigen, am Ohr wird derselbe elektrische Strom eine Schallempfindung hervorrufen, an der Zunge eine Geschmacksempfindung erwecken. Ohne weitere Erfahrung würden wir in diesem Fall aus der sehr verschiedenen Wirkung nicht auf eine gemein-

same Ursache schliessen können, da offenbar Wirkung und Ursache in diesen Fällen, wie so oft, nicht gleich sind. Erst durch die Erfahrungen der Physiologie wissen wir, dass die Reaktionen unserer Sinnesorgane auf alle äusseren Reize stets spezifische sind, dass wir also aus dieser Reaktion nicht ohne weiteres auf die Art des Reizes schliessen können. Es zeugt das von einer gewissen Unvollkommenheit unserer Sinnesorgane, das mag gern zugegeben werden.

Ausserdem hängen unsere Vorstellungen von der Wirkung der Dinge aber auch von dem vorstellenden Subjekt ab. Selbstverständlich spiegelt sich die Welt im Gehirn eines Zulukaffers anders ab als in dem Gehirn eines gebildeten Europäers, trotzdem die Wirkung der Dinge auf die Sinne beider wesentlich die gleichen sind. Es kommt zweifellos bei der Erkenntnis der Dinge sehr auf die Beschaffenheit des denkenden Subjekts an, auf seine Vorkenntnisse, auf seine geistigen Mittel der Auffassung und des Urteils. Diese Verhältnisse spielen aber bei Beantwortung unserer Frage keine massgebende Rolle, am allerwenigsten kann oder darf man daraus den Schluss ziehen: unsere Sinnesorgane täuschen unser Gehirn und unsere Anschauungen, hervorgerufen durch subjektive Empfindungen, geben uns eine Welt, welche dem wahren Sachverhalt nicht entspricht, sondern lediglich einer andauernden Hallucination gleich kommt.

Aber für das vorliegende Problem kommt es weniger darauf an, dass unsere Sinnesempfindungen, wie gern zugegeben werden kann, nicht das Wesen der Dinge selbst wiedergeben, sondern die Frage um die es sich handelt ist die, ob unser Gehirn im Stande ist, vermöge seiner Organisation, die Sinnesempfindungen richtig aufzufassen und richtig zu deuten.

Die Empfindungen, welche wir durch Vermittelung unserer Sinnesorgane von der Wirkung der Dinge erhalten, sind für unser Gehirn eine Zeichensprache, welche an und für sich das Wesen der Dinge nicht direkt wieder giebt, sondern welche erst unser Geist zu entziffern hat, um sie richtig beurteilen zu können. So stellen sich Sinnesempfindung und Vorstellung als zwei wesentlich verschiedene Begriffe dar. Man kann die Wirkungen, welche die Dinge der Aussenwelt auf unsere Sinne ausüben mit den Punkten und Strichen einer Depesche vergleichen, welche erst durch die vorstellende Thätigkeit unseres Gehirns entziffert werden muss, um sie unserem Bewusstsein verständlich zu machen und es ist jetzt die Frage ob unser Gehirn im grossen und ganzen diese Anforderung erfüllen kann. Da ist es ohne Zweifel richtig, dass unsere Fähigkeit zur Lösung der Aufgabe in mancher Hinsicht nur unvollkommen ist, ganz abgesehen davon, dass der Grad derselben bei den verschiedenen Individuen bedeutenden Schwankungen unterliegt. Im

ganzen genommen genügt aber auch diese Unvollkommenheit unserer Auffassung doch so weit, dass wir sagen können, wir haben ein annähernd richtiges Verständnis der Empfindungssprache.

Zum Beweis dafür mag folgendes angeführt werden. Erfahrungsgemäss beziehen wir einen Wechsel der Erscheinungen an den Dingen auf eine Verschiedenheit der Dinge selbst. Sehe ich von zwei ganz gleichgestalteten Körpern den einen rot, den anderen grün, so schliesse ich daraus, dass beide Körper verschieden sind und mit Recht. Dabei wird nichts geändert, wenn der physiologische Optiker mir beweist, dass die Farben als solche rein subjektive Empfindungen sind, denen in Wirklichkeit verschiedene Schwingungszahlen entsprechen, meine Empfindung der Verschiedenheit beider Körper bleibt eine vollständig berechtigte. Wären dagegen meine Augen unvollkommen gebaut, wäre ich farbenblind und könnte rot und grün nicht unterscheiden, so würden mir die Unterschiede beider Körper eben entgangen sein.

Weiter sind wir bekanntlich in hervorragender Weise befähigt die Erscheinungen der Aussenwelt nachzubilden, z. B. als Maler oder Bildhauer oder Anatom, so dass das Abbild dem Gegenstand, wie das Bild dem Spiegelbild gleicht; wie sollte das möglich sein, wenn unsere Vorstellungen der Aussenwelt nicht entsprächen? Wäre es nicht auch im höchsten Grade wunderbar, dass tausend und abertausend Menschen immer wieder dieselben Vorstellungen der Dinge haben, wenn diese Vorstellungen nur Täuschungen wären? Haben nicht auch die Tiere im grossen und ganzen dieselben Vorstellungen wie wir? Kann man nicht durch Anschauungsunterricht seinen Mitmenschen die Vorstellungen, selbst sehr komplizierter Dinge beibringen und werden diese Vorstellungen nicht durch Übung bedeutend verstärkt und geklärt? Unerklärbar bliebe ferner der Umstand, dass die Vorstellungen, die durch unsere verschiedenen Sinne hervorgerufen werden, in vortrefflichster Weise miteinander übereinstimmen. Wenn man z. B. sowohl durch das Gesicht als auch durch das Gefühl zu derselben Anschauung über einen Gegenstand kommt, so dürfte es doch schwierig sein anzunehmen, dass auch ein solches übereinstimmendes Zeugnis eine blosse Täuschung wäre. Wir müssen die Wirkung der Dinge auf unsere Sinnesorgane auch deshalb als annähernd getreu ansehen, weil es sich sonst nicht begreifen liesse, dass wir Sinnestäuschungen erleiden können, wie es doch die tägliche Erfahrung lehrt und zugleich diese Sinnestäuschungen als solche sofort erkennen, wenn wir ihre Erklärung in der Hand haben.

Endlich können als ganz entscheidend die Aufdeckung der grossen, die Welt beherrschenden Naturgesetze ins Feld geführt werden. Wenn wir in der Flucht der Erscheinungen die Möglichkeit besassen zwei solche Naturgesetze wie das der Erhaltung der Kraft und der Er-

haltung der Energie zu finden, so absolut sichere Gesetze, welche, ohne Ausnahme zu erleiden, stets Geltung haben, so muss es mit der Täuschung unserer Sinnesempfindungen doch nicht so schlimm bestellt sein, wie uns ein, ich möchte sagen, hysterischer Skepticismus glauben machen will.

Im Gegenteil, wir haben allen Grund uns der freudigen Annahme hinzugeben, dass unsere Vorstellungsbilder im allgemeinen richtig sind, abgesehen natürlich von einem kleinen subjektiven Faktor, der zu Trübungen des Spiegelbildes Veranlassung geben kann. Wir können unseren Sinneswerkzeugen immer noch ein leidliches Zeugnis der Zweckmässigkeit ausstellen und glauben, dass unser Gehirn so konstruiert ist, dass dasselbe den Erscheinungen der Aussenwelt vortrefflich angepasst ist. Die Wirklichkeit der Deckung zwischen dem Ding „an sich“ und dem Ding „in uns“ ist für uns ausser allen Zweifel und jene seltsame Lehre von der Unerkennbarkeit der Dinge ist in dieser absoluten Form nur eine unnatürliche und höchst willkürliche Hypothese ohne jede reale Grundlage. Höchstens kann man sie gelten lassen als ein äquilibristisches Kunststück der rein formalen Philosophie, mit dem ernstlich nicht gerechnet werden kann, und die in jeder Beziehung unfruchtbar ist. Für uns Ärzte ist und bleibt die Welt, die Welt der Wirklichkeit, keineswegs ein ideales Objekt der Vorstellung. Kein Philosoph soll uns das Bewusstsein trüben, dass wir in unserem Gehirn in hohem Masse zweckmässige Organe haben die Dinge dieser Welt zu erfassen, zu begreifen und Erfahrungen zu sammeln, die wir auch anderen Menschen mitteilen, wie wir Andrerseits uns die ihrige zu Nutze machen können.

Die Objektivität von Zeit und Raum.

Eine skeptische Philosophie ist, ähnlich wie zur Leugnung der Wirklichkeit der Dinge, auch in Bezug auf Zeit und Raum zu der Ansicht gekommen, dass wir es auch hier nur mit anthropocentrischen Formen unseres Verstandes zu thun haben, dass ausser unserem Gehirn Raum und Zeit nicht existieren. Es sind subjektive Begriffe, welche wir aus uns heraus auf die Dinge der Aussenwelt übertragen, weil wir uns sonst die Dinge nicht vorzustellen im Stande wären. Da die Bewegungen der Dinge nur Funktionen von Zeit und Raum sind, so fällt natürlich mit der Wirklichkeit dieser Begriffe von Zeit und Raum auch die Bewegung der Dinge fort, Geschwindigkeit und Richtung sind nur Hirngespinnste. Den skeptischen Philosophen sind Zeit und Raum ursachlose Vorstellungen oder wie man sich in ihrer Sprache ausdrückt „Vorstellungen a priori“. Der Beweis dieser Argumentation ist höchst eigentümlich. Man sagt nämlich so: Alles können wir uns w e g d e n k e n nur

Zeit und Raum nicht, folglich müssen diese Begriffe dem menschlichen Geist adhärent sein.

Auch über diesen Punkt muss der denkende Mediziner sich einmal klar geworden sein.

Alle Naturerscheinungen lassen sich auf Bewegungen, das heisst auf Veränderungen der Dinge in der Zeit und im Raum zurückführen. Diese Bewegungen geschehen mit einer bestimmten Geschwindigkeit, deren Mass eben die Zeit ist und verlaufen in einer bestimmten Richtung, welche eine Funktion des Raumes darstellt. Raum und Zeit stellen sozusagen das Medium dar, in welchem die Bewegung der Dinge stattfindet. Geschehen zwei Ereignisse nacheinander, so sind sie zeitlich getrennt, existieren zwei Dinge nebeneinander zu gleicher Zeit, so müssen sie räumlich geschieden sein.

Raum und Zeit gehören ohne Zweifel zur Natur. Eine eigentliche Definition des Begriffes Zeit giebt es aber nicht und zwar deshalb nicht, weil es etwas Ähnliches oder Verwandtes mit dem wir sie vergleichen könnten nicht giebt. Von ihrer Existenz können wir nur nach der Erfahrung mitteilen. Ebensowenig definierbar ist der Begriff Raum. Auch den Raum erkennen wir nur an seinem Mass.

Wir haben aber verschiedene, durchaus plausible Gründe, dass Raum und Zeit keine rein subjektiven Begriffe sind, dass also konkret gesprochen, weder das Sonnensystem noch die Weltgeschichte nur ausdehnungslose, vollständig abstrakte Punkte sind, sondern dass wir es im Raum und in der Zeit mit Merkmalen der Dinge zu thun haben, die auch ohne das Vorhandensein menschlicher oder tierischer Gehirne in der Natur existieren würden.

Am besten erscheint es das Verhältnis von Raum und Zeit zu den Dingen der Aussenwelt einerseits, zu unserem Gehirn andererseits so aufzufassen, dass wir sagen, die Organisation unseres Gehirns ist der Anschauung von Zeit und Raum angepasst. Gerade wie die Uhr geeignet ist die Zeit, der Meterstab den Raum zu messen, so vermag auch unser Verstand Zeit und Raum richtig aufzufassen. Es ist höchst wahrscheinlich das Verhältnis gerade umgekehrt wie jene Skeptiker wollen, indem nämlich Zeit und Raum ursprünglich der Natur selbst angehören und unser Verstand sie erst der Natur entnommen hat. So würde sich der Umstand, dass beide Begriffe so schwer fortzudenken sind ebenso gut erklären lassen, dadurch, dass diese Begriffe von frühester Jugend an sich unserem Gehirn eingeprägt haben oder was auch sehr möglich ist, dass diese Begriffe schon durch Vererbung auf uns gekommen sind, indem sie mit der Struktur der Zelle schon untrennbar verbunden waren. Haben wir doch schon die Augen vor dem Sehen, die Füsse vor dem Gehen. Ohne Zweifel ist die Fähigkeit Raum- und Zeitbegriffe richtig

zu erfassen ein dem menschlichen Verstande a priori Gegebenes; darum kommt aber doch dem Raum und der Zeit selbst eine objektive Bedeutung zu und sie fügen sich gerade wie die Vorstellung von den Dingen der Natur vollständig in den Rahmen der Kausalität. Der im grossen und ganzen trefflich zweckmässigen Anpassung unserer Gehirnorganisation an die Verhältnisse der Natur haben wir es zu verdanken, dass unsere Zeit- und Raumvorstellungen richtig sind.

Damit soll aber keineswegs geleugnet werden, dass unser Erkenntnisvermögen in Bezug auf Zeit und Raum unvollkommen ist. Nein, ihm sind gewisse Grenzen gesteckt. Können wir uns doch überhaupt nur Vorstellungen von Raum und Zeit machen, soweit sie nicht jenseits unserer alltäglichen Erfahrung liegen. Die Anschauung versagt so bald die Ausdehnungsgrösse ein gewisses Maximum überschreitet oder unter ein gewisses Minimum sinkt. Man versuche sich einen Würfel von einer Million Kilometer Seitenlänge oder einen solchen von einem Milliontel Millimeter anschaulich vorzustellen und siehe es wird nicht gelingen. Ebenso ist es mit der Zeit. Weder eine Million Jahrtausende noch den millionsten Teil einer Sekunde vermögen wir uns anschaulich zu vergegenwärtigen. Die Organisation unseres Denkapparates ist eben nur mittleren Grössen des Raumes und der Zeit angepasst und dieser Defekt unserer Vorstellung für Grössen, die ausserhalb der täglichen Erfahrung liegen, spricht deutlich genug dafür, dass Zeit und Raum keine subjektiven Begriffe sind, sondern Abstraktionen sind, welche unser Verstand der Natur abgelauscht hat, wie denn alle unsere allgemeinen Begriffe Abstraktionen der Natur sind. Es heisst daher die natürlichen Verhältnisse geradezu umkehren und die Begriffe auf den Kopf stellen, wenn wir sagen wollten, die Begriffe von Raum und Zeit haben wir Menschen erst in die Natur hineingetragen. Ebensowenig wie die Begriffe „Tiere“, „Pflanzen“, „Gebirge“ rein subjektive Anschauungen sind, die wir in die Natur hineingetragen haben, während doch jedermann weiss, dass diese Dinge nur Abstraktionen unseres Verstandes sind, so sind es auch die Begriffe Zeit und Raum.

Ohne die Realität von Zeit und Raum ist eine Naturwissenschaft überhaupt nicht denkbar. Denn ohne sie gäbe es einfach keine wirkliche Bewegung und Vergangenheit, Gegenwart und Zukunft verschmölzen miteinander. Die grössten Absurditäten würden aus einer solchen Ansicht hervorgehen. So sehen wir, dass eine allzu fein tüftelnde Gelehrsamkeit in den Abgrund stürzt, den der einfache Verstand, indem er ihn gar nicht gewahr wird, einfach überschreitet.

Da es so schwer ist Raum und Zeit zu definieren, weil es keine Dinge giebt die sich mit ihnen vergleichen lassen, so thun wir gut es

bei der uns möglichen Anschauung bewenden zu lassen. Wir empfinden alle ganz richtig was Raum und Zeit ist.

Doch ist noch eines zu beachten. Der Raum ist dreidimensional, während die Zeit nur eine Dimension hat. Daher ist die Zeit eine formlose Grösse, der Raum dagegen kann Gestalt annehmen, er kann kugelig, cylindrisch, prismatisch sein. Ferner kann man die Frage ernstlich erörtern, ob mit der mathematischen Definition des Raumes alle seine Eigenschaften erschöpft sind. Abstrahiert doch der Mathematiker von Inhalt und Beschaffenheit der Körper. Daher ist vielleicht der mathematische Raum nur eine Abstraktion von dem eigentlich wirklichen, dem physikalischen Raum. Ist doch der Äther, jener Träger der Lichtschwingungen und der elektrischen Wellen, ein unwägbares Medium ohne den wir uns keinen Raum vorstellen können und der sich durch den ganzen Weltenraum ausbreitet. Vielleicht stellt dieses unwägbare Medium, der Äther, nur eine besondere Eigenschaft des Raumes dar.

Der kausale Zusammenhang des Geschehens.

Mit Recht geht unsere Wissenschaft von dem allgemeinen Axiom aus, dass die Natur, bis zu einem gewissen Grade wenigstens, begreiflich sei, wenn auch der bekannte Ausspruch von Helmholtz, „dass die Wissenschaft, deren Zweck es ist, die Natur zu begreifen, von der Voraussetzung ihrer Begreiflichkeit ausgehen müsse“ wesentlich einzuschränken sein dürfte, denn ob die ganze Natur für uns begreiflich ist, dürfte sehr fraglich sein, gelingt es uns doch schon nicht den unendlichen Raum oder die unendliche Zeit vorzustellen. In der Gegenwart ist jedenfalls der Teil der Natur, den wir nicht begreifen viel grösser, als der den wir begreifen. Sind uns doch die Wirkungen der Elemente aufeinander z. B. unbegreiflich, ferner die Wirkung der Schwerkraft, ebenso wie die Kraft unseres eignen Verstandes, also bis jetzt alle fundamentalen Naturkräfte.

Wenn wir bedenken, dass wir allerdings allmählich gelernt haben ein gutes Stück der Natur zu begreifen, so können wir uns der freudigen Hoffnung hingeben, mit der Zeit noch manches zu begreifen, was bis jetzt unserem Verstande noch verschlossen bleibt, damit ist aber nicht die geringste Gewähr gegeben, dass die ganze Natur für uns ohne Rest lösbar sein wird, vielmehr müssen wir sehr ernstlich mit einem solchen Rest rechnen, denn es ist durch nichts zu beweisen, dass die Natur unserem Verstande oder umgekehrt vollständig angepasst sei. Darin liegt aber durchaus kein Grund die Naturforschung aufzugeben, vielmehr dürfte es gerade die Aufgabe der Naturforschung sein, diesen Rest des Unbegreiflichen immer weiter einzuschränken und den für

uns begreiflichen Teil der Welt zu erklären, d. h. genau und verständlich zu beschreiben. Das ist gewiss keine geringe Forderung.

Von einer Erklärung der Natur darf man nichts Unmögliches verlangen. Die Aufgabe, die wir zu lösen suchen, ist die zu erkennenden Erscheinungen durch den Vergleich mit anderen, uns bereits bekannten Erscheinungen klar zu machen. Des öfteren müssen wir dabei in der Naturwissenschaft zur Hypothese unsere Zuflucht nehmen. Von dieser muss allerdings gefordert werden, dass sie zureichend begründet sei und mit den bekannten Thatsachen im besten Einklange stehe. Soweit die Natur für uns begreiflich ist, soweit wird sie auch erklärbar sein und sie erklären heisst nach Kirchhoff nichts anderes als sie beschreiben. Dieser oft citierte Satz hat vielfach Befremden erregt. Wenn aber einer unserer grössten Naturforscher, der Entdecker der Spektralanalyse, diese Auffassung vertritt, dass unter Erklärung die Beschreibung des Geschehens zu verstehen sei, so müssen wir uns mit diesem Ausspruche ernstlich abzufinden bemühen. Kirchhoff*) sagt wörtlich:

„Ich stelle es als die Aufgabe der Mechanik hin, die in der Natur vor sich gehende Bewegungen vollständig und auf die einfachste Weise zu beschreiben. Ich will damit sagen, dass es sich nur darum handeln soll, anzugeben, welche die Erscheinungen sind, die stattfinden, nicht aber darum ihre Ursachen zu ermitteln.“ „Es soll die Beschreibung der Bewegung eine vollständige sein. Die Bedeutung dieser Forderung ist vollkommen klar: es soll eben keine Frage, die in betreff der Bewegungen werden kann, unbeantwortet bleiben. Nicht so klar ist die Bedeutung der zweiten Forderung, dass die Beschreibung die einfachste sei Es ist von vornherein sehr wohl denkbar, dass Zweifel darüber bestehen können, ob eine oder die andere Beschreibung gewisser Erscheinungen die einfachere ist, es ist auch denkbar, dass eine Beschreibung gewisser Erscheinungen, die heute unzweifelhaft die einfachste ist, die man geben kann, später bei weiterer Entwickelung der Wissenschaft durch eine noch einfachere ersetzt wird. Dass ähnliches stattgefunden hat, dafür bietet die Geschichte der Mechanik mannigfaltige Beispiele dar.“ Weiter sagt Kirchhoff: „Man pflegt die Mechanik als die Wissenschaft von den Kräften zu definieren und die Kräfte als die Ursachen, welche Bewegungen hervorbringen oder hervorzubringen streben. Gewiss ist diese Definition bei der Entwickelung der Mechanik von dem grössten Nutzen gewesen und sie ist es auch noch bei dem Erlernen dieser Wissenschaft, wenn sie durch Beispiele von Kräften, die den Erfahrungen des gewöhnlichen Lebens entnommen sind erläutert wird. Aber ihr haftet die Unklarheit an, von der die Begriffe der Ursache und des Strebens sich nicht befreien lassen“.

Die Mechanik, so erklärt also einer ihrer grössten Vertreter in unzweideutigster Weise, ist gezwungen auf die vollständige Ermittelung der Ursachen zu verzichten. Die Mechanik ist aber das der direkten Beobachtung zugänglichste Gebiet der Naturwissenschaften. Durch

*) Vorlesungen über mathematische Physik.

über zweihundert Jahre sich erstreckende, scharfsinnige, analytische Experimente ist sie zur vollkommendsten aller Naturwissenschaften geworden. Zugleich ist sie auch die einfachste Wissenschaft. Deswegen ist es in ihr möglich die Vorgänge ihres Gebietes auf die einfachste und möglichst vollständige Weise zu beschreiben, also zu erklären. Wenn es also schon in der Mechanik nicht möglich ist die Ursachen zu erfassen, wieviel mehr muss das der Fall sein, auf einem viel weniger zugänglichen und viel weniger analysierten Gebiet, wie dem des organischen Geschehens! Dieses Erkenntnis ist besonders für die medizinische Wissenschaft von grundlegender Bedeutung, da man auch hier so vielfach irrtümlich unter Erklären, den Nachweis der Ursachen einer Erscheinung versteht.

Die Hauptschwierigkeit dieser Frage liegt offenbar darin, dass man sich über den Begriff der Kausalität nicht die genügende Rechenschaft giebt, so dass vielfach eine auffallende Unklarheit herrscht.

Unter Kausalität verstehen wir alle die Verbindung der Erscheinungen als Ursache und Wirkung.

Für die Analyse des Kausalitätsbegriffes kommt es in erster Linie darauf an, wie man diesen Zusammenhang von Ursache und Wirkung auffasst. Für gewöhnlich erscheint dieser Zusammenhang zunächst verhältnismässig einfach, weil wir ihn unbewusst einschränken, indem wir nicht an die Ursache in ihrer Gesamtheit als Totalursache, sondern immer nur an einzelne Teile derselben, Partialursachen denken, welche für den Standpunkt, den wir gerade einnehmen die „nächste Ursache“ erscheint. In Wirklichkeit ist aber das Verhältnis von Ursache und Wirkung ein ganz ausserordentlich kompliziertes, so dass niemals die Ursache in ihrer Totalität, welche ebenso unendlich ist und für uns daher ebenso unbegreiflich ist wie Zeit und Raum, entwirrt werden kann. Deshalb ist es unmöglich, dass in der Erklärung einer Erscheinung die Ursache derselben in ihrer Gesamtheit enthalten sein kann, und deshalb ist sogar für die Mechanik eine „Erklärung“ immer nur eine möglichst genaue „Beschreibung“.

Es dürfte nützlich sein, hier noch genauer auf den wichtigen Begriff der Kausalität einzugehen, und möge folgendes zur weiteren Orientierung dienen: Es ist eine uns aus der alltäglichen Erfahrung bekannte Thatsache, dass alles Geschehen seine Ursache hat oder dass alle Veränderungen in der Natur an Bedingungen geknüpft sind. Jedes beliebige Ereignis wird bedingt durch Ursachen, welche entweder den Eintritt des Ereignisses fördern oder solche welche den Eintritt des Ereignisses hemmen. Man spricht deshalb von positiven und negativen Bedingungen des Geschehens. Jeder dieser fördernden oder hemmenden Bedingungen wird ihrerseits wieder bedingt durch andere,

so dass jedes Ereignis sozusagen von einem Schwarm von Bedingungen umgeben wird.

In anschaulicher Weise hat man diese Totalität und den Zusammenhang der Ursachen verglichen mit einem in den drei Dimensionen des Raumes sich ausbreitenden Netzwerk, dessen Knotenpunkte jedesmal einem Ereignis entsprechen würden. Da jede neu erkannte Bedingung, wiederum von einem Schwarm anderer Bedingungen abhängig ist, so ergiebt sich von selbst, dass die Aufdeckung der Ursache einer Wirkung in ihrer Totalität, in streng wissenschaftlichem Sinne genommen, ein unlösbares Problem ist. Ja man muss geradezu sagen, es ist ein charakteristisches Merkmal der Ursache in ihrer Gesamtheit, dass sie unübersehbar, dass sie unendlich ist.

Folgendes Beispiel diene zur Erläuterung. Wenn ich mit meiner Büchse einen Habicht herunterhole, so lässt sich die Ursache dieses Ereignisses in eine grosse Menge einzelner Bedingungen zerlegen, von denen nur folgende aufgezählt sein mögen: die Konstruktion der Büchse, die Spannkraft des Pulvers, die Richtung des Laufes, mein auslösender Fingerdruck, die Flugbahn der Kugel, die Erfindung des Schiesspulvers, die Erfindung der Büchse, die Technik der Eisenbehandlung, der Widerstand der Luft, das Vorhandensein des Vogels an der betreffenden Stelle, die Sicherheit meines Auges und meiner Hand, meine Existenz, die Existenx meiner Eltern, meiner Grosseltern und so in alle Unendlichkeit fort. Dies Beispiel zeigt in drastischer Weise wohin man gelangt, wenn man alle Ursachen eines Ereignisses aufdecken will. Zugleich fällt auf, dass jede einzelne dieser Bedingungen wohl erkennbar ist, der gesamte Zusammenhang derselben aber vollständig unauflösbar bleibt.

Dies Beispiel lehrt aber noch eine wichtige Seite des ursächlichen Zusammenhangs, auf den hier sogleich aufmerksam gemacht werden mag. Für das eintretende Ereignis, also in diesem Falle der Tod des Habichts, sind streng genommen alle Bedingungen gleich wichtig; denken wir uns eine einzige ausgelöscht, so würde der Habicht eben nicht erschossen sein. Für die einzelnen, bei dem Ereignis beteiligten Faktoren sind s u b j e k t i v genommen die Bedingungen von sehr ungleichem Werte. Der Habicht selbst würde zweifellos als die Ursache seines Todes seine Unvorsichtigkeit gerade in dieser Gegend zu fliegen, als Ursache beklagen. Der Büchsenmacher wird sagen, die Ursache liegt in der Vorzüglichkeit der Waffe. Der Chemiker wird ohne weiteres die Zusammensetzung und Kraft des Pulvers als die Hauptursache proklamieren, während ich vielleicht zweifelhaft sein werde, ob ich meine Treffsicherheit oder den Druck meines Fingers als die nächste Ursache des Sturzes des Vogels gelten lassen soll.

Nun wird man aber einwenden, dass man in der Naturwissenschaft und also auch im Leben es doch für gewöhnlich mit „Kräften", nicht mit Ursachen zu thun hat. Darauf ist folgendes zu sagen: Die Wissenschaft der Mechanik hat es mit der Bewegung der Körper zu thun und abstrahiert bei ihren Untersuchungen ganz von der Beschaffenheit der Körper. Da sie, so wenig wie jede Wissenschaft die Ursache der Bewegung in ihrer Gesamtheit darzulegen im Stande ist, so braucht sie ein Mittel um die Ausdrucksweise zu vereinfachen; sie setzt für die Ursachen ein Symbol, nämlich den Begriff der Kraft. Es ist dies also ein Hilfsbegriff, um mit ihm in kurzen Worten Gleichungen ausdrücken zu können, die ohne Hilfe des Wortes Kraft sich nur schwer durch Worte würden wiedergeben lassen. Das Wort Kraft ist also die Personifikation der ganzen Summe der Bedingungen einer Bewegung, welche sonst in den Sätzen der Mechanik als Unbekannte figurieren müsste. Der Begriff Kraft findet ausser der Mechanik wie bekannt eine sehr weitverbreitete Anwendung, doch ist auf allen anderen naturwissenschaftlichen Gebieten, welche der direkten Beobachtung viel weniger zugänglich sind, eine anpassungslose Übertragung des Begriffes Kraft keineswegs ungefährlich und es ist ratsam mit dem Begriff Kraft vorsichtig umzugehen, namentlich dort, wo er in der von der Mechanik gebrauchten symbolischen Bedeutung nicht verwendet werden kann und wo er in diesem Falle grosse Verwirrung anrichten könnte.

Das mag genügen um den Begriff der Kausalität in seiner Ge-Gesamtheit klar zu stellen. Mit der Erkenntnis, dass es nicht angeht, die gesamte Ursache eines Ereignisses in ihrer ganzen Ausdehnung zur Erklärung desselben zu verwenden, ist aber keineswegs gesagt, dass wir auf die Erforschung der einzelnen Ursachen verzichten müssen. Im Gegenteil, gerade die Entzifferung von Kausalbeziehungen gehört zu den allerwichtigsten Aufgaben der Naturwissenschaft und der Medizin und es ist gerade eine Hauptforderung der allgemeinen Anatomie solche Kausalbeziehungen oder, wie Roux es nennt, Wirkungsweisen aufzudecken, und in die Erklärungsversuche aufzunehmen. Wir müssen uns nur begnügen unter dem Schwarm wirksamer Bedingungen eine oder mehrere besonders augenfällige oder entscheidend treibende Partialursachen hervorzuheben oder von mehreren komplexen Bedingungen die eine oder andere einfachere Bedingung abzuspalten. Stets aber werden wir bewusst oder unbewusst unter den Bedingungen eines Geschehens die letzten aktiven Ursachen, den mehr passiven übrigen Bedingungen gegenüberstellen. Wenn ich z. B. einen Knochen durchsäge, so werde ich natürlich das Sägen für die Ursache der Knochendurchtrennung ansehen, indem ich unbewusst alle anderen Bedingungen, wie die Schärfe

der Säge, das Vorhandensein und die passende Lagerung des Knochens, meine Kunst im Sägen, meine Anwesenheit u. s. w. voraussetze. Das geht vortrefflich, sobald ich es mit einem abgeschlossenen System zu thun habe, wo ich genau die nächsten Bedingungen übersehen kann. Will ich eine Naturerscheinung von komplexer Art kausal begreifen, so kann eine Nichtbeachtung des Kausalbegriffes, wie ich ihn oben aufstellte geradezu gefährlich werden. Wie häufig hört man den Satz aussprechen „Ursache ist gleich Wirkung“. Dieser gilt aber nur für ein ganz abgeschlossenes System mit willkürlich gewählten Bedingungen also z. B. für das physikalische Experiment und wird im Gebiet der Organismen vermieden werden müssen, will man nicht bittere Enttäuschungen erleben. Ein einleuchtendes Beispiel dürfte folgende Überlegung bieten. Wenn man sieht, dass ein gewisser Bacillus sich stets dann im Darm nachweisen lässt, wenn der Krankheitskomplex Cholera vorliegt und ich daraus schliesse: dieser Cholerabacillus ist die Ursache der Cholera, so muss, wenn ja Ursache gleich Wirkung ist, jedesmal bei Anwesenheit des Cholerabacillus im Darm die Cholera auftreten. Dies ist ein Trugschluss: der Eintritt der Cholera wird bedingt durch unendlich viele Partialursachen, die wir als Dispositionsverhältnisse des menschlichen Körpers zusammenfassen können, ferner durch die verschiedenen Grade der Giftigkeit und der Menge der betreffenden Cholerabacillen u. s. w. So kann es geschehen, dass trotzdem der Mensch Cholerabacillen verschluckt er keine Cholera bekommt, dass also die vermeintliche Ursache nicht gleich der zu erwartenden Wirkung ist. Diese laxere Verwendung des Wortes Ursache in der Wissenschaft ist also unzulässig und unter Umständen gefährlich. Wenn man sich dessen bewusst ist, dass einfach Ursache schlechtweg für eine allerdings treibende Bedingung gesetzt wird und es sich nur um ein Stück Beschreibung handelt, so mag das hingehen, besonders dann wenn für jedermann die Verhältnisse klar zu Tage liegen. Von einer kausalen Erklärung kann aber ernstlich nur insofern die Rede sein, als wir aus dem ganzen grossen Ursachenkomplex ein wesentliches Stück der Beschreibung des Vorganges einverleiben.

In diesem beschränkten Sinne ist das Wort Kausalforschung in der biologischen Wissenschaft zu verstehen. Damit soll natürlich keineswegs die Bedeutung derselben herabgesetzt werden, denn es bleibt natürlich für die Wissenschaft von grösster Wichtigkeit, die nächsten und wichtigsten Bedingungen der Ereignisse nach ihrem Ort, ihrer Zeit und ihrer Wirkungsweise aufzudecken. Hierzu dient das analytische Experiment, wobei wir einen Teil der Ursachen willkürlich bestimmen können, in erster Linie. Aber wie schon oben gezeigt, wird in vielen dieser Fälle die Entscheidung darüber, ob eine Bedingung als nahe und we-

sentlich anzusehen ist dem subjektiven Ermessen des Naturforschers anheimgestellt sein, ein Umstand der für die Objektivität der Erkenntnis gewiss nachteilig sein muss.

Es bleibt eine Kategorie der Forderung der Natur unseres Verstandes die Partialbedingungen des Geschehens zu erforschen und das Kausalbedürfnis gebietet, dass wir in unseren Beschreibungen die Abhängigkeit der Erscheinungen nach Möglichkeit aufnehmen. Dabei tragen wir die Kausalität nicht in die Natur hinein, sondern die Dinge wirken nicht nur in unserer Anschauung, sondern auch in der Natur selbst auf einander. Unser Verstand ist nur der Kausalität der Dinge angepasst.

An diese Auseinandersetzungen über den Kausalitätsbegriff sei auch die ihm nahestehende Frage nach dem „Zufall“ berührt. Man ist in unserer Wissenschaft geneigt den Zufall zu leugnen, indem man den Zufall in einen sich ausschliessenden Gegensatz zur Kausalität und Notwendigkeit stellt und doch ist jeder Spieler fest davon überzeugt, dass, abgesehen vom wissentlichen Falschspiel, Karten und Würfel nicht notwendig so fallen, wie sie fallen, sondern dass dabei der Zufall eine grosse Rolle spielt. Es scheint nun in der That nicht richtig zu sein, den Zufall im Naturgeschehen schlechtweg zu leugnen, denn es dürfte kaum zweifelhaft sein, dass der Zufall in den Erscheinungen der Welt eingreift. Es ist ein Irrtum, dass Zufall und Kausalität sich ausschliessen sollen, vielmehr sind einerseits im Zufall Ursachen und Notwendigkeiten enthalten, andererseits verknüpfen sich abwechselnd im Wirken der Kausalität notwendige und zufällige Vorgänge miteinander. Der forschende Arzt hat Zufall und Notwendigkeit sorgfältig von einander zu scheiden. Thut er dies nicht, sondern leugnet er den Zufall, setzt er Zufall und Notwendigkeit einander gleich, so begeht er eben einen Fehler. K. E. von Baer trifft ohne Zweifel das Richtige wenn er schreibt:

„Wenn ich an einem Hause hingehe und es fällt ein Ziegel vom Dach, so ist das für mich ein Zufall, der Stein mag mir auf den Kopf oder vor die Füsse fallen. Für den Stein ist freilich der Fall kein Zufall, sondern eine Notwendigkeit, er mag nun seine Befestigung verloren, oder sonst einen Grund zum Fallen haben, wohl aber ist es für ihn ein Zufall, dass ich gerade um diese Zeit vorübergehe, wenn er nicht etwa absichtlich auf mich geworfen ist. Zufall ist überhaupt ein Geschehen, das mit einem andern Geschehen zusammentrifft mit dem es nicht in ursächlichem Zusammenhang steht.“

Zufall und Absicht schliessen sich als Gegensätze aus und zwischen Zufall und Notwendigkeit besteht ohne Zweifel ein grosser Unterschied, trotzdem in jedem Zufall Notwendigkeiten mitspielen. Die Notwendigkeit kann man voraus bestimmen, den Zufall nicht. So ist der Eintritt einer Sonnenfinsternis eine Notwendigkeit, die man voraus bestimmen kann, ob aber während derselben Wolken vor der Sonne stehen oder nicht, ist ein Zufall. Beim Würfelspiel wird die Lage der Würfelseiten

kausal bedingt durch die Bewegung des Wurfes; dadurch aber, dass der Wille des Menschen beim Würfeln diese Bewegung nicht genau abzumessen vermag, ergiebt sich der Zufall.

Materie, Energie und Richtung.

Alles Naturgeschehen lässt sich auf Bewegung zurückführen. Abgesehen vom Zufall verläuft diese Bewegung im Rahmen strengster Gesetzmässigkeit und diese Wirkungsweise zu bestimmen ist das Ziel der Naturforschung. Die Bewegung ist eine Änderung des Orts mit der Zeit, das was sich bewegt ist die Materie oder der Stoff. Man unterscheidet die Art, Grösse und Richtung der Bewegung. Die verschiedenen Bewegungsarten bezeichnen wir als Energie, die wir in mechanische, strahlende, thermische, elektrische und chemische Energie einteilen. Unter kinetischer Energie verstehen wir die im Fluss befindliche Bewegung, während wir potentielle Energie, als gehemmte Bewegung definieren. Verweilen wir zunächst kurz bei den mechanischen und chemischen Vorgängen, welche an den „materiellen Systemen“ oder den Körpern sich abspielen. Zunächst kommen die chemischen Eigenschaften der Körper in Betracht. Alle Körper oder Chemosen sind entweder zerlegbare „Verbindungen“ oder deren unzerlegbare Bestandteile die „Elemente“. Ein alle Chemosen umfassender allgemeiner Begriff ist der Stoff oder die Materie, mit deren allgemeinen Eigenschaften sich die Physik zu befassen hat.

Erfahrungsgemäss wissen wir, dass die Materie unveränderlich ist, indem sie weder verschwinden, noch aus nichts entstehen oder sich in etwas anderes als Materie umwandeln kann. Diesen Erfahrungssatz bezeichnen wir als das Gesetz der Erhaltung der Materie. Die Materie ist teilbar, die kleinsten Mengen einer Verbindung sind die „Moleküle“, das was die kleinsten Massenteilchen der Verbindungen zusammensetzt bezeichnen wir als „Atome“. Vielleicht sind die Atome der Chemie theoretisch noch weiter teilbar. Der Begriff Atom ist nichts anderes als ein wissenschaftlicher Hilfsbegriff, denn während der Chemiker die Atome nach ihren speziellen Eigenschaften einteilt, fasst der Physiker sie als Massenpunkte auf, indem er von deren Sondereigenschaften abstrahiert. Die Materie würde für uns unerkennbar sein, wenn unsere Sinnesorgane nicht die Wirkung ihrer Bewegungen empfänden. Diese Bewegung ist nichts anderes als die kinetische Energie, die wir auch als Kraft bezeichnen. Die Materie wird durch „Kraft“ bewegt und „Kräfte“ gehen von ihm aus. Deswegen bezeichnen die Physiker die Atome als „Kraftcentren“. Ein Atom ohne Kraft würde für uns nicht wahrnehmbar sein, somit wäre das eigentlich Greifbare der Körperwelt die Kraft.

Der Begriff „Kraft“ wie ihn die Physik ausgearbeitet hat ist ebenfalls ein Hilfsbegriff, der dazu dient die Ausdrucksweise zu vereinfachen, er ist also nur ein symbolischer Begriff, mit dem man die komplexen Bedingungen eines Bewegungsvorganges bezeichnet, daher ist eine Definition des Kraftbegriffes weiter nicht möglich. Man spricht von Spannkraft und von lebendiger Kraft, welche Ausdrücke gleichbedeutend sind mit potentieller und kinetischer Energie. Um die dem Kraftbegriff anhaftenden Unklarheiten zu vermeiden ist es zweckmässig, ihn ganz und gar durch den Begriff Energie zu ersetzen oder, da das Wort Kraft sich allzusehr in den Gebrauch unserer Sprache eingebürgert hat, als dass er ganz vermieden werden könnte, ihn wenigstens nach Möglichkeit so zu gebrauchen, dass derselbe keine Missdeutungen hervorruft.

Die Bewegungsenergie und die Spannungsenergie lassen sich ohne Rest in einander umwandeln. Das ist eine höchst wichtige Thatsache. Wenn ich eine Armbrust spanne, so verwandelt sich die Bewegungsenergie meiner Muskeln in Spannungsenergie und beim Abdrücken verwandelt sich diese wieder in die Bewegungsenergie des Geschosses. Ziehe ich eine Uhr auf, so wird Bewegungsenergie in Spannung umgewandelt, welche sich ihrerseits wieder beim Ablauf der Uhr in Bewegungsenergie auflöst. Dabei sind, das ist wichtig zu bemerken, der gespannte und der spannungslose Zustand eines materiellen Systems stets charakterisiert durch eine Verschiedenheit der Teile ihrer Konfiguration. Eine zusammengedrückte Uhrfeder sieht anders aus als eine ausgedehnte. Der Übergang von Spannungsenergie in Bewegungsenergie kann aber auch in einer Verschiedenheit der chemischen Struktur des materiellen Systems zur Geltung kommen. Die Steinkohle stellt Spannungsenergie dar, welche in der Maschine durch Verbrennung in Bewegungsenergie umgesetzt wird. Enthält ein materielles System einen Vorrat von Spannungsenergie, so befindet sich dasselbe im labilen Gleichgewicht, ist dieser Vorrat erschöpft so wird das Gleichgewicht stabil. Das Leuchtgas in unserer Leitung und der Sauerstoff der Luft stehen zu einander in labilem Gleichgewicht und bilden ein System grosser Spannungsenergie. Sowie ich das Gas anzünde, verbindet sich dasselbe in der Flamme begierig mit dem Sauerstoff, wodurch unter Wärme und Lichterscheinung, durch Oxydation des Gases Kohlensäure und Wasser gebildet werden, die keine Spannungsenergie mehr besitzen also mit einander in stabilem Gleichgewicht stehen. Wollten wir dies stabile Gleichgewicht von Kohlensäure und Wasser wieder in das labile Gleichgewicht des Leuchtgases zurück verwandeln, so geht das nicht ohne weiteres, vielmehr gehört dazu die Einwirkung einer fremden, ausserhalb des Systems liegenden Energie, d. h. die Zurückverwandlung

erfordert Arbeit. Damit ist die Unmöglichkeit des perpetuum mobile schon gegeben. Wenn Energie auf ein materielles System einwirkt und seine Konfiguration ändert, z. B. wenn man eine Uhr aufzieht, so leistet diese Energie Arbeit an dem System. Dadurch wird Spannungsenergie, also Arbeitsvorrat erzeugt, welcher wieder in Bewegungsenergie also in Arbeit umgesetzt werden kann. Wenn ein materielles System an einem anderen Arbeit leistet, wenn z. B. meine Muskeln eine Uhr aufziehen, so wird stets Energie von dem einen System auf das andere übertragen. Dabei ist aber zu bemerken, dass für diese Übertragung der Energie ein Gefälle nötig ist, d. h. Energie kann nur aus einem System mit grösserem Energiegehalt auf ein solches mit geringerem Energiegehalt übergehen. Die meisten Energieformen können wir in einander umformen. So wandeln wir chemische Energie in thermische Energie (Wärme) oder in strahlende Energie (Licht) um. Mechanische Energie lässt sich in Wärme z. B. beim Reiben zweier Hölzer gegeneinander und diese wieder, beim Entzünden, in Licht umwandeln. In der Dynamomaschine setzt sich mechanische Energie um in elektrische Energie und treibt diese eine Maschine, so verwandelt sich die elektrische Energie wieder in mechanische Energie um. Zur Umwandlung einer Energieform in die andere bedienen wir uns der Maschinen, von deren Konstruktion allein es abhängt, was für eine Art von Energie erzeugt wird. Soll aber mechanische Energie in thermische oder elektrische Energie verwandelt werden, so muss sie aufhören mechanische Energie zu sein und umgekehrt. Da aber durch nichts bewiesen ist, dass Wärme, Licht, Elektricität, Magnetismus und Chemismus mechanische Vorgänge sind, so ist es unrichtig, wenn man energetische und mechanische Vorgänge für ein und dasselbe erklärt.

Während nun die Form der Energie wechseln kann, erfährt die Grösse der Energie dagegen keinerlei Veränderung. Es ist dies nichts anderes als das Gesetz der Erhaltung der Energie. Dies Gesetz besagt: in jedem geschlossenen materiellen System ist die Summe der Energie konstant.

Aus diesem Gesetz leiten sich zwei wichtige Thatsachen ab. Erstens: Ein materielles System, das aus dem labilen Zustand der Spannung in den stabilen Gleichgewichtszustand übergegangen ist, kann niemals wieder von selbst Spannungsenergie erlangen. Diese wird geschaffen durch Arbeit von aussen auf das System einwirkender Energie. Zweitens: Alle rein energetischen Vorgänge sind umkehrbar. Besonders die letztere Thatsache ist für uns Ärzte von hervorragendem Interesse. Wir wissen alle, dass sehr viele Dinge in der Natur, z. B. die Entwickelung eines Organismus, nicht umkehrbar sind. Es ist also von vornherein nicht möglich das Wesen der Organismen auf die physikali-

schen und chemischen Energieformen zurückzuführen, denn dann könnte die Welt kein Kosmos sein. Vielmehr müssen wir annehmen, dass sich das Geschehen in der Natur aus zwei Faktoren zusammensetzt, nämlich aus den Energien und dem Prinzip der Richtung, also aus einem Faktor, der dem Erhaltungsgesetz unterliegt und einem anderen Faktor der dies nicht thut, denn dieser letztere Faktor, die Richtung stellt eine inkommensurable Grösse dar. Das Prinzip der Energie kommt allein in Frage, wo es sich um quantitative Vorgänge handelt, dagegen ist das Prinzip der Richtung für alle qualitativen Beziehungen massgebend. Dies Prinzip der Richtung ist für die allgemeine Anatomie von grundlegender Bedeutung, ja es ist der Angelpunkt um den sich unsere gesamten Vorstellungen drehen.

Deshalb ist es von so grosser Wichtigkeit für uns, das Verhältnis zwischen Energie und Richtung klar zu stellen. Vielleicht lässt sich dies durch ein Beispiel veranschaulichen. Wenn ich mit der Büchse auf einen in der Luft schwebenden Habicht schiesse, so bleibt die Bewegungsenergie der Kugel die gleiche, ob ich den Vogel treffe oder nicht, der Unterschied in der Wirkung wird bedingt durch die Richtung des Geschosses.

Sobald nun mehrere und verschieden gerichtete Energien auf ein materielles System einwirken, können die Richtungen ausserordentlich kompliziert werden. Von selbst aber ändert kein Körper seine Richtung, es bedarf dazu stets der Einwirkung einer neuen Energie. Die Richtung kann abhängig von einer Energie sein, wie der senkrechte Fall eines jeden Körpers beweist. Andererseits ist aber auch die Energiewirkung abhängig von der ihr gegebenen Richtung, wie sie jede Handarbeit des Menschen zeigt: Man kann daher die Wechselbeziehung zwischen Energie und Richtung so ausdrücken, dass man sagt: Richtung ohne Energie ist wesenlos, Energie ohne Richtung bleibt resultatlos.

Ich schliesse dies wichtige Kapitel mit den Worten meines Bruders: „Das Studium und die Analyse der Richtungen ist für die Naturforschung von kaum geringerer Bedeutung als das Studium der Energie. Wenn in der Physik die Bedeutung der letzteren überwiegt, so sind die Richtungen, in der die energetischen Prozesse verlaufen, für die Biologie von desto grösserer Wichtigkeit. Denn die Form, welche ein Hauptproblem der Biologie bildet, ist bedingt durch die Richtungen der energetischen Prozesse, welche die Körper der Pflanzen und Tiere hervorgebracht haben.“

Die Zwecke des Organismus.

Darüber sind wir uns alle einig, dass unser Körper und seine Organe im ganzen und grossen zweckmässig konstruiert sind. Niemand leugnet es, dass unser Auge zum Sehen, unser Ohr zum Hören zweckmässig eingerichtete Werkzeuge sind. Also nicht um das Vorhandensein von zweckmässigen Einrichtungen in den Organismen handelt es sich in dem wichtigen Streit um den Zweckbegriff, sondern darum, ob in den Organismen die Verkörperung von Zwecken anzuerkennen ist oder ob diese Zwecke nur Scheinzwecke sind, welche der Mensch in anthroprocentrischer Weise von sich aus in die Organismen hineingetragen hat. Die Frage ist also, ob wir wirklich in den Organismen Zwecke konstatieren können oder ob wir diese bloss als subjektive Anschauungsform in die Organismen hineintragen?

Diese Kontroverse ist uralt. Schon Empedokles lehrte die Art und Weise auf welche Zweckmässiges sich bilden könne, ohne Einwirkung einer nach vorbedachten Zielen gestaltenden Kraft, rein aus mechanischen Gründen heraus, so dass die Zweckmässigkeit keine gewollte, sondern eine gewordene, auf langem Wege mechanisch entstandene sei, indem das unter den gegebenen Verhältnissen Dauerhafte übrig blieb. Nach Darwin ist dann das Prinzip des Kampfes als die Ursache der mechanischen Entstehung des Zweckmässigen anzusehen. Das Zweckmässige entsteht nach Darwin durch die Auslese aus beliebig gestalteten Variationen einerseits im Kampfe ums Dasein und andererseits durch die geschlechtliche Auslese. Das erstere ist ein rein mechanisches Prinzip, das zweite als abhängig von geistigen Einflüssen anzusehen. W. Roux hat dann dieses Prinzip auf die feineren inneren Zweckmässigkeiten der Struktur der Organismen übertragen, indem er den Nachweis lieferte, dass durch Ausübung der Funktion die Organe sich der Funktion angepasst haben (funktionelle Anpassung), wodurch die Dauerfähigkeit der betreffenden Organismen erhöht wird.

Andrerseits ist der Begriff der Zweckmässigkeit der Organismen neuerdings anders aufgefasst worden. In der alten teleologischen Auffassung diente der Zweckbegriff als erklärendes Prinzip. Der Zweck galt als ein beabsichtigtes Ziel, was zugleich zur Ursache wurde, indem man sagte der Zweck sei eine Wirkung, deren eine Ursache oder Bedingung in der Zukunft liege. Jetzt fasst man vielfach die Zweckmässigkeit nicht als eine Art Erklärung oder als einen Ursachennachweis auf, sondern als eine, zur Ergänzung der mechanischen Analyse wertvolle Betrachtungsweise des Geschehens in Bezug auf sein Ende.

Ob wir nun einen Zweckbegriff in den Organismen anerkennen oder verwerfen, auf alle Fälle müssen wir uns über denselben vollständig

klar werden. Vollkommen deutlich tritt derselbe bei den Handlungen der höheren Tiere und des Menschen zu Tage. Der Fuchs handelt zweckmässig, wenn er seinen Bau gräbt, der Vogel wenn er sein Nest baut. Sowohl die einfachsten Werkzeuge als auch die kompliziertesten Maschinen des Menschen sind verkörperte Zweckmässigkeiten der menschlichen Intelligenz, sowohl als Ganzes wie in der zweckmässigen Gestalt der einzelnen sie zusammensetzenden Teile. Jedes zweckmässige Gebilde hat seinen Zweck ausserhalb, so dass der Begriff des Selbstzweckes hinfällig wird. Selbst Kunst und Wissenschaft sind nicht Selbstzweck, sondern sind für die Menschheit da. Jeder Zweck, falls er nicht ein Scheinzweck ist, wird durch eine Absicht bestimmt und ist auf ein bestimmtes Ziel gerichtet. Zur Verwirklichung des Zweckes gehört ein zwecksetzender Wille. Dabei wird ein Zweck nur im Rahmen der Kausalität verwirklicht, indem er sich die Kausalwirkungen dienstbar macht.

Im Reich der anorganischen, also in allen Vorgängen der Chemie und der Physik findet sich kein Zweckbegriff und so dürfte das Obwalten der Zweckmässigkeit einen fundamentalen Unterschied der Organismen von den Objekten der Physik, Chemie und Mineralogie darstellen. Im Gebiet der leblosen Natur giebt es eben keine Zweckmässigkeit. Das Wasser z. B. ist eine notwendige Bedingung für das Leben der Fische, wie die Luft für das Leben der Pflanzen und Tiere, aber von einem durch das Wasser oder die Luft verkörperten Zweck zu sprechen ist ein Nonsens.

Thatsächlich treten nun in den Pflanzen und Tieren in ihrer Anpassung an die Funktionen überaus zweckmässige Ziele und Zwecke so augenfällig hervor, dass die Frage nach der Zweckmässigkeit überall in den Vordergrund tritt und gerade die allgemeine Anatomie ist so von der Zweckmässigkeit unserer Organismen durchdrungen, dass wenn wir auf etwas Unzweckmässiges treffen, dies als eine sonderbare Ausnahme unangenehm auffällt. Trotzdem muss allerdings zugestanden werden, dass solche unzweckmässige Ausnahmen keineswegs selten sind.

K. E. von Baer hebt den Unterschied zwischen Ziele und Zwecke hervor; indem er Zweckmässigkeit und Zielstrebigkeit unterscheidet sagt er: „Zweck ist eine gewollte Aufgabe, Ziel eine gegebene Richtung des Wirkens, Zweck ist ein Ausfluss der Freiheit, Ziel ein vorgeschriebener Erfolg, der auch durch Notwendigkeit erreicht werden kann.“ Mein Bruder fügt mit Recht hinzu, dass sowohl bei der menschlichen Maschine, wie bei den Organismen die Zielstrebigkeit besonders in der Entwickelung, die Zweckmässigkeit besonders am fertigen Objekt hervortreten: „Die Entwickelung der Flügel eines Sperlings ist ein zielstrebiger Vorgang; zweckmässig wirken diese Flügel, nachdem sie fertig geworden

sind. Um ein Hufeisen zu formen, bedarf es vieler wohlgezielter Hiebe mit dem Schmiedehammer; zweckmässig ist das Ding aber erst, nachdem es dem Huf des Tieres genau angepasst worden ist."

Alle Wachstumsbewegungen eines werdenden Tieres oder einer Pflanze streben einem Ziele, das in der Zukunft liegt zu, sind zielstrebig auf die Ausarbeitung der ihnen von ihrer Art durch Vererbung vorgeschriebenen Gestalt und zugleich aber auch auf die Erhaltung der Art. Beide Ziele verfolgen sie mit den Mitteln der allgemeinen Naturkräfte immer im Rahmen der Kausalität. Möglich ist die Erreichung des Ziels nur dadurch, dass die zahllosen Zellen durch Teilung zweckmässig funktionierende Organe hervorbringen. Man sieht Zielstrebigkeit und Zweckmässigkeit sind vielfach mit einander verknüpft. So geht die Zweckmässigkeit durch alle Stufen der Entwickelung hindurch, indem jede neue Entwickelungsstufe die Folge der Zweckmässigkeit der vorhergehenden ist. Es sei hier das Wort von Helmholtz angeführt:

„Die in der That ganz wunderbare und vor der wachsenden Wissenschaft immer reicher sich entfaltende Zweckmässigkeit im Aufbau und in den Vorrichtungen der lebenden Wesen war wohl das Hauptmotiv gewesen, welches zur Vergleichung der Lebensvorgänge mit den Handlungen eines seelenartig wirkenden Prinzips herausforderte. Wir kennen in der ganzen uns umgebenden Welt nur eine einzige Reihe von Erscheinungen, die einen ähnlichen Charakter zeigen, dass sind die Werke und Handlungen eines intelligenten Menschen; und wir müssen anerkennen, dass in unendlich vielen Fällen die organische Zweckmässigkeit den Fähigkeiten der menschlichen Intelligenz so ausserordentlich überlegen erscheint, dass man ihr eher einen höheren als einen niederen Charakter zuzuschreiben geneigt sein möchte".

Damit soll keineswegs geleugnet werden, dass in unseren Organismus vereinzelte unzweckmässige Einrichtungen vorkommen. Solche Befunde thun aber dem allgemeinen Prinzip der Zweckmässigkeit, von dem wir später erstaunenerregende Beispiele kennen lernen werden, in keiner Weise Abbruch. Zeigen doch unsere Maschinen, welche im allgemeinen doch sicherlich für zweckmässig konstruierte Gebilde angesehen werden müssen, auch manche Unzweckmässigkeiten, die sich zum Teil nicht haben abstellen lassen.

Dagegen muss betont werden, dass wenn wir für die Organismen Zwecke und Ziele anerkennen und diese Begriffe sogar einen hervorragend wichtigen erklären, zugestehen müssen, dass diese Begriffe für die organische Natur belanglos sind, dass es hier sich nur um Kausalwirkungen handelt und wir sind gezwungen darin einen wesentlichen Unterschied zwischen der belebten und der unbelebten Natur zu sehen.

Zwischen Kausalbegriff und Zweckbegriff lassen sich folgende Beziehungen finden. Die Entwickelung des Hühnchens ist ein zielstrebiger Vorgang, die Bildung jedes seiner Organe ist zweckmässig. Jede Phase seiner Entwickelung wird ursächlich bedingt durch mechanische und chemische Vorgänge. Diese mechanischen und chemischen Vorgänge bilden das Mittel zum Zweck der Entwickelung des Hühnchens. Obschon die Erforschung dieser kausalen Verhältnisse, ohne welche der Zweck nicht verwirklicht werden konnte, von grösster Wichtigkeit ist, so reichen wir trotzdem mit ihr für die Untersuchung der Entstehung des Organismus nicht aus, ja ein wesentlicher Teil derselben bleibt uns verborgen. Das, was wir anstreben müssen, ist den Organismus sowohl kausal als auch teleologisch begreifen zu lernen. Wir beginnen mit der Kausalerklärung und lassen auf sie die teleologische Betrachtungsweise folgen. Wir haben an der Hand von Kirchhoff gesehen, dass im besten Fall die Kausalerklärung doch nur eine vollständige und einfachste Beschreibung sein kann. Das aber kann man auch von der teleologischen Betrachtungsweise sagen. Beide Standpunkte haben sich eben zu ergänzen. Kein geringerer wie Schopenhauer hält beide Standpunkte für gleichberechtigt: „Der ausgesprochenen Beschaffenheit organischer Wesen zufolge ist die Teleologie, als Voraussetzung der Zweckmässigkeit jedes Teils, ein vollkommen sicherer Leitfaden bei Betrachtung der gesamten organischen Natur. Deshalb muss alles an einem Tiere zweckmässig sein; daher sind die Endursachen (causae finales) der Leitfaden zum Verständnis der organischen Natur, wie die wirkenden Ursachen (causae efficientes) zu dem der unorganischen. Hierauf beruht es, wenn wir in der Anatomie oder Zoologie den Zweck eines vorhandenen Teils nicht finden können, unser Verstand daran einen Anstoss nimmt, der dem ähnlich ist, welchen in der Physik eine Wirkung, deren Ursache verborgen bleibt, geben muss, und wie diese, so setzen wir auch jenen als notwendig voraus, fahren daher fort, ihn zu suchen, so oft dies auch schon vergeblich geschehen mag.“

Ein jedes menschliches Handwerkzeug, eine jede Maschine enthält einen immanenten Zweck, den die Absicht des Verfertigers oder Erbauers in ihn hineingelegt hat. Die Zweckmässigkeit einer Maschine ist also transcendent in sie hineingelegt worden. Kein Mensch wird daran zweifeln, dass in den Organismen ebenfalls eine immanente Zweckmässigkeit steckt, nur das ist die Frage die wir so gern gelöst haben möchten, ist diese Zweckmässigkeit rein immanent oder ist sie ebenfalls transcendent? Das ist das wichtigste Grundproblem der Organismen das noch durchaus der Lösung harrt. Weder nach der einen noch nach der anderen Seite lässt sich bis jetzt die wissenschaftliche Entscheidung treffen. Wer das eine oder das andere als bewiesen

annimmt, überschreitet die Grenze des Wissens und ergiebt sich dem Dogma mit allen seinen Konsequenzen. Hier öffnet sich eine tiefe Kluft der Weltanschauungen, die auch die Ursache ist, dass der Zweckbegriff in unserer Wissenschaft ein so allgemein gefürchteter ist und andererseits es so notwendig macht, dass der Arzt sich über ihn vollständige Klarheit zu verschaffen sucht.

Am konkretesten und schärfsten tritt, das mag hier noch einmal betont werden, der Zweckbegriff in den Werken und Handlungen der Menschen hervor und ist hier bedingt von der Intelligenz. Wie bekannt existiert in der Welt ein Dualismus. Neben der Ordnung der blind und ewig wirkenden Naturgesetze besteht in der Welt eine Ordnung des Geschehens, welche im Gegensatz zur ersten von der Intelligenz des Menschen gesetzt ist. Der Mensch und die höheren Tiere haben ausser der rein körperlichen Funktion noch eine geistige Funktion, die bewusste Intelligenz. Diese Intelligenz kann vom Menschen in tote Werkzeuge und Maschinen, also auf materielle Systeme übertragen werden. Während die übrigen körperlichen Funktionen wie z. B. die Muskelkraft mit der mechanischen Kraft der leblosen Natur verglichen werden kann, giebt es in dieser etwas Ähnliches wie die Intelligenz nicht. Die Intelligenz vermag in ihren wunderbaren Erfindungen die Naturkräfte zu einem bestimmten Zweck zu ordnen, auf ein Ziel hinzubeugen und ihre Wirkungen so in seinem Interesse auszunutzen, durchbrechen kann sie die Naturgesetze niemals. Innerhalb der Sphäre der Kräfte der Natur hat die Intelligenz ihre Aufgabe zu lösen. Zufall und Intelligenz sind absolute Gegensätze. Man braucht sich nur vorzustellen, dass eine der grossen Erfindungen der menschlichen Intelligenz z. B. eine Uhr durch Zufall entstehen könnte. Ein ebensogrosser und fundamentaler Gegensatz besteht zwischen der bewussten Intelligenz und der Mechanik der unbewussten Natur. Die Intelligenz ist die Voraussetzung unserer Wissenschaft, ihre Existenz unzweifelhaft, das sehen wir täglich an den intelligenten Handlungen der Menschen, von denen wir eben den Begriff der Intelligenz abstrahiert haben, aber wir wissen nicht was die Intelligenz ist und wodurch sie zu Wege gebracht wird, denn der naturwissenschaftlichen Untersuchung ist sie selbst nicht zugänglich. Wer wird aber deshalb die Existenz dieser hervorragendsten Eigenschaft des Menschen leugnen wollen?

Mit dieser Betrachtung über den Zweckbegriff schliesse ich diese allgemeine erkenntnistheoretische Einleitung ab. Mit den hier besonders hervorgehobenen Begriffen, werden wir in dem weiteren Verlauf

der Darstellung vielfach zu operieren haben. Auch wird es des weiteren nicht an Gelegenheit zu erkenntnistheoretischen Auseinandersetzungen fehlen, ohne die eine Darstellung der allgemeinen Anatomie kaum auskommen dürfte.

Zellenlehre.

Jeder pflanzliche wie tierische Organismus, also auch unser menschlicher Leib stellt einen Mikrokosmus dar. Dieser Mikrokosmus wird aus Scharen von Elementarorganismen und ihren Produkten gebildet die erstaunlich klein, dabei aber so zahlreich wie die Sterne am Himmel sind und welchen die wunderbaren Eigenschaften zukommen selbstthätig sich regulierend und differenzierend sich zu erhalten, selbstthätig sich zu ernähren und zu bewegen, selbstthätig zu wachsen und endlich selbstthätig sich zu erzeugen und fortzupflanzen.

Diese elementaren morphologischen Einheiten sind nichts anderes als die sogenannten „Zellen“ und in der allgemeinen Anatomie haben wir es daher zunächst mit einer „Zellenlehre“ zu thun.

Geschichtliches.

Um den Begriff der „Zelle“ sich klar zu machen ist es nützlich ein wenig Geschichte zu studieren.

Im Jahre 1665 machte der englische Physiker Robert Hooke, indem er das zu jener Zeit erfundene Mikroskop auf seine Durchschnitte von Hollundermark anwandte, die Entdeckung, dass dies Hollundermark die grösste Ähnlichkeit mit den Waben der Honigscheiben habe, also eine zellige Struktur besitze. Alsbald fand derselbe, dass ein solcher Bau ganz allgemein allen Pflanzenteilen zukomme und nannte deshalb diese feineren Strukturteile Cellulae, Zellen. In den Jahren 1675 und 1679 beschrieb diese Zellenstruktur genauer Marcellus Malpighi und unterschied die kammerartigen Räume von längeren Röhren, offenbar die jetzigen Spiralröhren und Gefässe der Pflanzen. Ausserdem machte derselbe einen Unterschied zwischen parenchymatösen und faserigen Geweben. Im Jahre 1682 vergleicht Nehemias Grew die Gesamtheit der Zellen mit dem Bierschaum. Der Name Zelle bezeichnete also in der ersten Zeit vollkommen richtig ein kleines abgeschlossenes hohles

Kämmerchen. Dabei blieb ein etwaiger Inhalt vollkommen unberücksichtigt.

Erst am Ende des achtzehnten und am Anfang des neunzehnten Jahrhunderts fing die Pflanzenanatomie an Fortschritte zu machen. Diese knüpfen sich an die Namen Kaspar Friedrich Wolff und Oken. Dieselben leiteten die Gefässe und Röhren von den Zellen ab und schon 1806 hat Treviranus den Nachweis geführt, dass die in Reihen geordneten Zellen durch Verschmelzung zur Röhrenbildung führten, ohne dies weiter zu verallgemeinern. Dagegen führte Mohl im Jahre 1830 alle verschiedenen Gewebe der Pflanze auf eine Grundform nämlich die Zelle zurück. Auch erkannte er, dass die Zelle es sei, welche die Nahrung aufnimmt und nach ihrer Verarbeitung wieder abgiebt. Auch zeigt er, dass es einzellige Lebewesen (Algen) gäbe. Im Jahre 1830 stellt Meyen in seinem Lehrbuch der Botanik folgende Definition der Zelle auf: „Eine Pflanzenzelle ist ein von einer vegetabilischen Membran umschlossener Raum“ und weiter führt derselbe aus: „Die Pflanzenzellen treten entweder einzeln auf, so dass eine jede Zelle ein eignes Individuum bildet, wie bei Algen und Pilzen dies der Fall ist, oder sie sind in mehr oder weniger grossem Masse zu einer höheren organischen Pflanze vereinigt; auch hier bildet jede Zelle ein für sich abgeschlossenes Ganze, sie rührt sich selbst, sie bildet sich selbst und verarbeitet den aufgenommenen, rohen Nahrungssaft zu den verschiedenartigen Stoffen und Gebilden.“ Wenn man nun auch damals schon ein richtiges Verständnis über Bedeutung und allgemeine Verbreitung der Pflanzenzellen und zwar von den höheren Pflanzen bis auf die niedersten Formen der Kryptogamen sich verschafft hatte, so fehlte damals doch noch das verknüpfende Band. Wegen der grossen physiologischen Verschiedenheit der Zellen wagte man sich noch nicht recht daran, diese alle unter gleiche Gesichtspunkte zu bringen.

Das wurde erst anders als man noch in den dreissiger Jahren des vorigen Jahrhunderts den Zellkern und die Zellteilung entdeckte. Zuerst hat Purkinje im Hühnerei 1830 das Keimbläschen gesehen, Robert Brown entdeckte den Zellkern 1833 in zahlreichen Pflanzenzellen (Orchideen).

Die erste Teilung einer Zelle hat Dumortier 1832 an einer Fadenalge gesehen. Eine Erscheinung, die von Mohl 1835 dann genauer untersuchte, so dass damals schon die Zellteilung in ihrem Werte erkannt wurde.

Doch erst im Jahre 1838 verschaffte Schleiden der Zellenlehre weitere Bedeutung, indem er daran ging die Frage der Zellentstehung zu untersuchen und das Wachstum ganzer Pflanzenteile durch Entstehung neuer Zellen zu erklären. Schleiden beschäftigte sich also

eigentlich nicht mit der Zellentheorie der pflanzlichen Gewebe, welche sich in ihrem wesentlichen Teil schon vor Schleiden durch die Arbeiten anderer Forscher entwickelt hatte. In seinen Beiträgen zur „Phytogenesis“ sagt Schleiden: Jede Zelle führt ein zweifaches Leben: ein ganz selbständiges, nur ihrer eignen Entwickelung angehöriges, und ein anderes mittelbares, insofern sie integrierender Teil einer Pflanze geworden: „Es ist aber leicht einzusehen, dass sowohl für die Pflanzenphysiologie als auch für die vergleichende Physiologie im allgemeinen der Lebensprozess der einzelnen Zellen die allererste, ganz unerlässliche Grundlage bilden muss und daher zuerst ganz besonders die Frage aufgeworfen werden wird: wie entsteht denn eigentlich dieser eigentümliche kleine Organismus, die Zelle?“

Die Lösung dieser Frage suchte Schleiden im Zellkern, welchen er konstant in den embryonalen Zellen auffand. Nach ihm sollten die neuen Zellen endogen in den alten, in der Weise entstehen, dass innerhalb eines formlosen, gekörnten Schleimes zuerst Nucleolen auftreten, um die sich die Zellkerne bilden. Nun muss man sich erinnern, dass damals die Zelle angesehen wurde als ein von einer Membran umschlossener Hohlraum mit verschiedenartigem Inhalt. Nach Schleiden sollte sich nun diese Membran vom Kern derartig blasenförmig abheben, dass dieser an ihrer Innenfläche zu liegen kommt. Die schon bekannte Zellteilung ignorierte Schleiden einfach. Das ist auch wohl der Grund, dass seine Theorie der Zellentstehung keinen Anklang fand. Immerhin erkannte Schleiden, dass der Kern für die Entstehung der Zelle wichtig sei und ferner bahnte er eine Erkenntnis des Prinzips der morphologischen Identität aller Zellarten an, was gegenüber der damals allgemein herrschenden Anschauung, dass die verschiedenen Sorten von Zellen als verschiedene Species anzusehen seien, jedenfalls als das Morgenrot einer neuen Periode der Wissenschaft zu begrüssen war. Indem dann im folgenden Jahre, 1839, Schwann das von Schleiden begründete Prinzip weiter ausführte und die Übereinstimmung aller Tier- und Pflanzenzellen proklamierte und gelangte auf Grund dieser morphologischen Gleichwertigkeit der Zellen, erschlossen aus der gemeinsamen Genese im Sinne von Schleiden, zu einer, alle tierischen Gewebe umfassenden Zelltheorie, die ich im Anschluss an M. Heidenhain hier wiedergebe.

Der Schwannsche Gedankengang war folgender: Wenn so ausserordentlich verschiedene Zellenspecies wie Chorda- und Knorpelzellen der Tiere einerseits und pflanzliche Zellen andererseits, genetisch sich gleich verhalten, dann kann es nicht gut anders sein, als dass nicht bloss die untersuchten sondern überhaupt alle Zellen der Organismen auf gleiche Weise entstehen und einander gleichgesetzt werden müssen. Die mikro-

skopische Analyse des tierischen und menschlichen Körpers lieferte für Schwann folgendes Resultat: Aus Zellen oder ihren Umwandlungsprodukten setzen sich das Ei, der jugendliche Embryo und die Gewebe des Körpers zusammen, z. B. das Epithel, die Nägel, Klauen, Federn, Linse, Knorpel, Knochen, Zähne, Bindesubstanzen, Muskeln, Nerven, Kapillaren.

Die neuen Zellen bilden sich nach Schwann hauptsächlich zwischen den älteren Zellen in der Intercellularsubstanz, also nicht wie bei den pflanzlichen Zellen nach Schleiden im Innern der Zellen. Abgesehen von dieser letzteren Auffassung sind die Schwannschen „Mikroskopischen Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen“ ein grossartiges und bewunderungswürdiges Unternehmen, welches ein grundlegendes Werk für unsere Wissenschaft geworden ist.

Namentlich die in diesem Werk unternommene morphologische Analyse der tierischen. Gewebe und ihre Zerfällung in Zellen wirkte bahnbrechend und wurde mit Recht als eine der grössten Fortschritte der Biologie angesehen. Die bleibenden Resultate der Schwannschen Arbeit lassen sich folgendermassen zusammenstellen:

Erstens begründete Schwann die morphologische Identität der Zellen, indem er für alle Zellen eine übereinstimmende Genese annahm. Zweitens lenkte er die Aufmerksamkeit auf den Inhalt der Zelle, indem er die genetische Bedeutung des Zellkerns betonte und drittens erklärte er den tierischen Organismus für ein Aggregat morphologisch gleichwertiger Individuen und zerlegte auf diese Weise alle Gewebe in ihre Bestandteile.

Indem Schwann den Körper in eine Summe selbstthätiger Einzelindividuen auflöste und dadurch eine Zellentheorie schaffte, erwarb er sich ohne Zweifel ein unermessliches Verdienst. Seine Lehre hat auch heute ihre Gültigkeit behalten. Dagegen hat diese Schwannsche Zelltheorie ihre schwache Seite darin, dass er dieselbe nicht durch eine synthetische Theorie der Gewebe ergänzte und so darauf hinarbeitete die Zellaggregate zu Zellsystemen zu erheben. Ausserdem aber, dass seine Anschauung über die Zellgenese sich nicht bewährt hat, ist auch die Schwannsche Ansicht von der Zelle selbst unrichtig, indem er sie als kleines Bläschen definierte, das in einer festen Membran einen flüssigen Inhalt umschliessen sollte.

Trotzdem bald darauf von Seiten namhafter Embryologen, wie z. B. Purkinje 1840, die embryonalen Zellen für membranlos und kernhaltig erklärt wurden und trotzdem v. Koelliker den ersten „Furchungskugeln“ die Membran absprach, erhielt sich die Schwannsche Anschauung, dass die Zelle eine Membran mit heterogenem Inhalt sei, indem die verdichtete,

protoplasmatische Grenzschicht für die Zellenmembran im alten Sinne genommen wurde. Für diese Stagnation scheint hauptsächlich das Vorurteil der Physiologen verantwortlich zu sein, denen die Zelle als Membran gedacht, die aussen und innen von Flüssigkeit umspült war, gerade das bot was sie brauchen konnten, um die Erscheinungen des Lebens zu erklären. Es schreibt allerdings Ludwig 1856: „Diese anatomischen Erfahrungen decken uns in der That nichts anderes auf, als Mechanismen, wie man sie sich nicht naheliegender hätte denken können, wenn man eine Zelle innerhalb einer Flüssigkeit hätte bilden wollen. Sie sind in der That zum grössten Teil so einfach, um nicht zu sagen gewöhnlich, dass man unter Berücksichtigung des Scharfsinns und der Feinheit in allen übrigen Werken der Natur geneigt sein könnte, sie für die Erfindungen menschlicher Einbildungskraft zu halten."

Die Botaniker andererseits waren viel weiter. Schon in den vierziger Jahren unterschieden Nägeli und Mohl den lebendigen Plasmakörper von der festen Zellhaut. H. von Mohl stellte fest, dass der lebendige Inhalt der Zelle, das „Protoplasma" es ist, welches jene Bewegungen ausführt, die zuerst von Bonaventura Corti (1772) und von C. L. Treviranus als kreisende Bewegung des Zellsaftes beschrieben wurden.

Die grössten Fortschritte verdankt um diese Zeit die Zellenlehre auf tierischem Gebiet einmal Robert Remak, der behauptete, dass die Zellteilung sich einleitete durch eine Teilung der Kerns, und vor allem Virchow, der in seiner „Cellularpathologie" den Satz aufstellte „Omnis cellula e cellula". Remak gebührt ferner das Verdienst 1855 in seinen „Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbeltiere", den Inhalt der Zelle, das Protoplasma als den wesentlichen Teil der Zelle erkannt zu haben, die Grenzmembran an der Oberfläche des Zellleibes als verdichtete Schicht des Protoplasmas richtig zu deuten, und das Vorkommen einer wirklichen Membran als besondere Eigenschaft der pflanzlichen Zellen hinzustellen.

Aber erst Max Schultze und de Bary gelang es den Begriff des Purkinjeschen Protoplasmas wieder auszugraben und derartig zu äutern, dass er allgemein zur Annahme gelangte. M. Schultze ging von dem Studium der Lebenserscheinungen der kontraktilen Substanz niederster Organismen aus, nämlich den Rhizopoden, Amöben und Mikromyceten. Er wies nach, dass das „Protoplasma" der tierischen und pflanzlichen Zellen und die von Dujardin als Sarkode bezeichnete Substanz der niedrigsten Organismen identisch seien. Damit fiel denn die Bedeutung der Zellmembran von selbst in ihr Nichts zusammen. Das Wort „Protoplasma" war auf jedermanns Lippen, nachdem M. Schultze als Facit der zwanzigjährigen Untersuchungen den Satz aufstellte: „Die Zelle ist ein mit den Eigenschaften des Lebens begabtes

Klümpchen von Protoplasma". Damit war die Schleiden-Schwannsche Definition der Zelle endgültig beseitigt.

Man würde aber doch, nach Waldeyer, irregehen, wollte man meinen, dass Max Schultze und die anderen damaligen Biologen sich unter dem „Klümpchen von Protoplasma" etwas so einfaches vorstellten, als diese Kampfdefinition es ausdrückt. So bezeichnete der Physiologe Brücke auf Grund der Kompliziertheit der Lebenseigenschaften, das Protoplasmaklümpchen als eine Substanz von „höchst kunstvollem Bau" und bezeichnete es als den Elementarorganismus der Pflanzen und der Tiere. Der Verdienst von M. Schultze besteht, wie Waldeyer sehr richtig ausführt, weniger darin, dass er die Membran als notwendiges Attribut der Zelle leugnete; denn das hatten embryologische Forscher wie Purkinje, von Koelliker und Remak schon früher gethan, sondern darin, dass der Zellinhalt als unabhängig von der Zellzwischensubstanz, dem alten Cytoblastem und als eine Substanz suigeneris, gleichwertig der Leibessubstanz der einfachsten Pflanzen und Tiere hingestellt wurde. Insofern trifft Brückes Bezeichnung „Elementarorganismus" den Nagel auf den Kopf.

Sachlich ist der Name „Zelle" und „Zellenlehre" von dieser Zeit an nicht mehr gerechtfertigt. Er hat sich aber, wie Waldeyer ausführt, so tief eingebürgert, dass es kaum gelingen würde ihn durch ein Wort das der Sache besser entspräche zu ersetzen. So müssen wir seine Beibehaltung als einen Akt historischer Pietät entschuldigen, hat doch unter seinem Banner die Schar der rüstigen Streiter das gesamte Feld der modernen Histologie und Biologie erobert.

Allerdings, das mag hier bemerkt sein, hat es in allerneuster Zeit nicht an Angriffe gegen dieses Fundament unserer Wissenschaft gefehlt. So will der Physiologe Schenk die Zelle nicht als Elementarorganismus, sondern als „Organisationseinheit" oder „Elementarorganisator" aufgefasst wissen; wir werden später sehen wiefern diese Anschauung berechtigt ist.

Zweifellos ist, seitdem Schwann mit noch sehr unvollkommener Vorstellung vom Wesen des Elementarorganismus die Zellentheorie aufstellte, das Wesen der Zelle durch zahlreiche scharfsinnige und schwierige Arbeiten bedeutend vertieft. Gerade die wichtigsten Eigenschaften und Strukturverhältnisse der Zelle sind eine Errungenschaft der neuesten Zeit, so dass vom Begründer der Zellentheorie das Wort des Dichters gelten mag:

> Mit dem Genius steht die Natur im ewigen Bunde,
> was uns der eine verspricht, hält ihm die andere gewiss.

Erst sehr allmählich gelingt es einer nie rastenden Wissenschaft der Schwannschen analysierenden Gewebetheorie, die den tierischen

Körper in seine Elemente zerlegte durch eine synthetische Theorie der Gewebe zu ergänzen, welche eine immer vollkommenere Auffassung unseres Organismus ermöglichen wird.

Der Bau der Zelle.

Morphologisch betrachtet besteht die tierische Zelle aus dem Zellleib oder dem Zellkörper und dem von ihm eingeschlossenen Zellkern, welche Teile aber, wie ihr gegenseitiges Verhalten namentlich bei der Zellteilung beweist, nicht als prinzipiell verschieden oder gar als Gegensätze gedacht werden dürfen, vielmehr ist die Grundlage beider die rätselhafte mit den Eigenschaften des Lebens begabte Substanz, die wir als Protoplasma bezeichnen.

Der Zellleib.

Das Protoplasma.

Der Zellleib aller Elementarorganismen, sowohl der Pflanzen wie der Tiere und zwar der einfachsten bis hinauf zum Menschen, wird in seinem wesentlichsten Teil von einer „organischen Substanz“ gebildet, welche wir als die Trägerin des Lebens anzusehen haben. Mögen die verschiedenen Zellleiber eine Gestalt oder eine Grösse haben die sie auf den ersten Blick kaum vergleichbar erscheinen lassen, diese charakteristische Substanz ist ihnen das gemeinsame Merkmal, sie giebt allen Zellen etwas Gemeinschaftliches und ist zugleich der weitaus interessanteste Teil des Zellleibes. Mit Recht hat Flemming darauf hingewiesen, dass dieser Begriff des Protoplasmas etwas unbestimmtes hat und vielfach zu Verwirrung Anlass giebt. Da es aber nicht gut angeht bei dem ungenügenden Zustand unserer jetzigen Kenntnisse dieser Lebenssubstanz, das Protoplasma genauer zu definieren und wir andererseits diesen Begriff nicht gut entbehren können, so fasse ich mit Waldeyer das Protoplasma einfach als die lebende Substanz der Zelle auf. Es ist damit weder das Protoplasma etwa im chemischen Sinn als ein einfaches Stoffgemenge zu verstehen, da offenbar seine uns noch unbekannte Organisation ein wesentlicher Faktor ist, noch ist das Protoplasma als morphologischer Begriff aufzufassen und etwa mit dem Zellleib identisch zu setzen, denn wir können nicht sicher sagen, welche Teile der Zelle sind protoplasmatisch, welche sind es nicht, bestehen doch

zweifellos der Kern und die Chlorophyllkörner ebenfalls zum Teil aus Protoplasma.

Chemische Zusammensetzung des Protoplasmas.

Das lebende Protoplasma das uns natürlich in erster Linie interessiert, ist in seiner chemischen Zusammensetzung völlig unbekannt, da es bisher niemandem möglich gewesen ist dasselbe chemisch zu untersuchen. Darüber muss man sich vollkommen klar sein. Denn die Zusammensetzung des toten Protoplasmas dürfte doch nur ein sehr unvollkommener Ersatz sein, denn dieses ist, wie mein Bruder, dem wir in erster Linie unsere Kenntnis derselben verdanken, treffend auseinandersetzt, kein wirkliches Protoplasma mehr, ebensowenig wie eine zu feinem Pulver zerstossene Taschenuhr noch eine Uhr sein würde, oder wie eine im Mörser zermahlene Nacktschnecke aufgehört hat eine Schnecke zu sein.

Immerhin sind die am abgestorbenen, aber möglichst frisch und unzersetzt untersuchten Protoplasma gewonnenen Analysen von grosser, ja teilweise epochemachender Bedeutung geworden, indem dadurch einer weitverbreiteten Irrlehre der „Lebensstoff“ entzogen wurde, den man an die Stelle der Lebenskraft des gestürzten Vitalismus gesetzt hatte und den man auf ganz unzulängliche Beobachtungen fussend im Eiweiss gefunden zu haben vermeinte. Die genaue chemische Untersuchung ergab nämlich das höchst wichtige Resultat, dass das Protoplasma, sogar der allereinfachsten Organismen, nicht aus einer einheitlichen, etwa eiweissartigen Substanz, sondern aus einem Gemenge sehr verschiedener Stoffe sich zusammensetzt, ja dass jede Protoplasmaart eigne, ihr allein eigentümliche Chemismen besitzt (Huppert).

Diese korrekteren Vorstellungen über die chemische Zusammensetzungen des Protoplasmas sind zuerst von J. Reinke und Rodewaldt an einem der einfachsten Organismen gewonnen worden, welches, weil es an der Grenze zwischen Tier- und Pflanzenreich steht, eine besonders allgemeine Bedeutung haben muss. Es ist dies das Protoplasma von Aethalium septicum, eines Schleimpilzes, welcher auf der Lohe unserer Gerbereien in grossen Mengen vorkommt, so dass er pfundweise gewonnen werden kann. Die chemische Analyse desselben ergab folgendes: Frisches Protoplasma enthält dreiviertel Teile Wasser und einviertel Teil Trockensubstanz. Von dieser Trockensubstanz enthalten Hundert Teile:

A. Phosphorproteine (Plastin und Nuclein)	40 %
B. Eiweiss und Pepsin	15 %
C. Ureide, Ammonkarbonate, Asparagin und Lecithin	2 %
D. Kohlenhydrate (Zucker und Glykogen)	12 %

E. Fette	12 %
F. Cholesterin	2 %
G. Harze	1,5 %
H. Essigsaurer, ameisensaurer und oxalsaurer Kalk	0,5 %
I. Phosphorsaure und andere organische Salze	6,5 %
K. Unbestimmbare Substanzen	6,5 %

Ich schliesse hieran zwei weitere Analysen tierischen Protoplasmas. Hoppe-Seyler analysierte die Eiterkörperchen und fand in Hundert Gewichtsteilen dieser Substanz:

A. Eiweissstoffe	13,762 %
B. Nuclein	34,257 %
C. Unlösliche Stoffe	20,566 %
D. Lecithin und Fette	14,383 %
E. Cholesterin	7,400 %
F. Cerebrin	5,199 %
G. Extraktivstoffe	4,433 %

Ferner fand Miescher bei der Analyse der Samenkörperchen des Lachses:

A. Nucleinsäure	48,68 %
B. Protamin	26,76 %
C. Eiweissstoffe	10,32 %
D. Lecithin	7,47 %
E. Cholesterin	2,24 %
F. Fett	4,53 %

Zum Verständnis dieser Analysen ist folgendes zu bemerken: Es lassen sich aus dem frisch getöteten Protoplasma in erster Linie verschiedene Arten von Eiweissstoffen oder Proteinsubstanzen darstellen, von denen namentlich das Plastin besonders interessant erscheint. Andererseits geht ohne weiteres aus der Analyse hervor, dass diese Eiweissstoffe nicht die eigentliche und ausschliessliche Substanz des Protoplasmas sind und es zweifelsohne als ein grober Irrtum bezeichnet werden muss, wenn man der Ansicht huldigt, dass das Protoplasma einfach aus Eiweiss besteht oder einfach als lebendes Eiweiss anzusprechen sei und demnach der Zellleib als ein Eiweissklümpchen definiert werden könne. Dieser weit verbreitete Irrtum scheint hauptsächlich auf mikroskopischen Farbstoffreaktionen zu basieren. Diese Reaktionen, welche darin bestehen, dass Eiweiss sich auf Zusatz von Salpetersäure gelb färbt, mit Kupfervitriol und Kali behandelt eine violette Färbung annimmt und endlich auf Zucker und Schwefelsäure-Zusatz eine violette Farbreaktion giebt, beweisen natürlich in sofern nichts, als aus ihnen nicht der Schluss gezogen werden darf, dass das

so reagierende Protoplasma allein aus Eiweiss besteht, indem sie nur dafür sprechen, dass im Protoplasma Eiweissstoffe enthalten sind.

Auf alle Fälle lässt sich vom Protoplasma, trotz seiner leichten Zersetzbarkeit und der Ungenauigkeit die natürlich die in ihm eingeschlossenen Stoffwechselprodukte jeder Analyse verleihen müssen, mit Bestimmtheit aussagen, dass es ein äusserst kompliziertes Stoffgemenge ist, dessen Hauptmasse ein anorganischer Faktor, nämlich das Wasser ist, welches bei dem Schleimpilz 70—80% ausmacht. Selbstverständlich bleiben die Eiweissstoffe verschiedener Art wie Albumine, Globuline, Fibrine, Plastine für das Protoplasma von höchster Bedeutung, trotz des Nachweises, dass das Leben nicht von einem einheitlichen „Lebensstoff“ getragen wird und nicht die Eigenschaft einer chemischen Verbindung haben kann. Ist doch das Protoplasma der Organismen bis jetzt die einzige Bildungsstätte dieser Eiweissstoffe. Sicherlich ist es aber für den Chemismus der Zelle von grundlegender Bedeutung, dass ihr Leib sich aus einem komplizierten Gemenge chemischer Verbindungen aufbaut, da in ihnen offenbar ununterbrochen chemische Veränderungen vor sich gehen, und ein solcher chemischer Energiewechsel sich an einer einzigen Verbindung schwerlich abspielen könnte.

Unsere positive Kenntnis über die Bedeutung aller dieser Stoffe des Protoplasmas sind nun sehr gering und deshalb sind rein spekulative Vorstellungen z. B. über den Zustand der Eiweissmoleküle in der lebenden Zelle, mögen sie mit noch soviel Scharfsinn angestellt werden, nicht sehr hoch anzuschlagen. Kossel führt folgende Gesichtspunkte über die chemische Analyse des Protoplasmas aus, welche mir ebenfalls sehr beachtenswert erscheinen. Es wäre natürlich sehr wichtig zu wissen, wie die einzelnen chemischen Stoffe, welche die Analyse ergaben in den lebenden Zellen lokalisiert sind, um sie unter dem Mikroskop in den einzelnen morphologisch bekannten Teilen wieder aufzufinden. Das ist nun aber nur in sehr beschränktem Masse möglich. So würde es schon sehr wichtig sein, wenn man entscheiden könnte, ob die einzelnen organischen und anorganischen Verbindungen diffus verteilt sind oder an einzelnen Stellen sich stärker anhäufen. Unsere Methoden können demnach bisher nur sehr unvollkommen eine Deckung der chemischen und morphologischen Untersuchungen anbahnen. Kossel hat ferner versucht eine prinzipielle Trennung der wesentlichen, nie fehlenden und der unwesentlichen Bestandteile des Protoplasmas in die Wege zu leiten; da es nicht gut angeht, alle chemischen Stoffe, die man im Protoplasma vorfindet als Bestandteile desselben zu bezeichnen, denn offenbar produziert das Protoplasma fortwährend neue Stoffe durch Aufnahme von Nährstoffen und speichert diese auf, andererseits scheidet es überflüssig gewordene Stoffe aus. Die hauptsächlichste, prinzipielle

Schwierigkeit solcher Versuche liegt immer in dem Umstand, dass für uns das lebende Protoplasma unzugänglich ist. Doch ist es möglich gewesen folgendes festzustellen: Alle Zellen mit Kernen enthalten Nuclein oder Nucleinsäuren, auch die kernhaltigen roten Blutkörperchen der Vögel, dagegen findet diese Verbindung sich nicht in den kernlosen Blutkörperchen der Säugetiere. Da nun auch die Menge des Nucleins dem Gehalt von Kernen ganz allgemein in allen Organen zu entsprechen scheint, so dürfte es wohl als wohlbegründete Annahme gelten, dass das Nuclein hauptsächlich den Zellkernen entspricht. Besonders reichhaltig an Nuclein zeigen sich die Samenkörperchen, deren Hauptbestandteil, der Kopf, bekanntlich einem Kern entspricht. Nach Kossel sind als wesentliche Bestandteile des tierischen Protoplasmas zu bezeichnen: 1. das Eiweiss, einschliesslich der Nucleine (Nucleinsäuren), 2. die Lecithine, 3. die Cholesterine, 4. anorganische Bestandteile einschliesslich des Wassers, doch nimmt Kossel bestimmt an, dass mit der Zeit, unter Anwendung besserer Mittel, diese wesentlichen oder primären Bestandteile des Protoplasmas sich noch wesentlich vermehren werden. Einen so hohen Wassergehalt wie das Protoplasma von Aethalium septicum findet man keineswegs immer. In ruhendem Zustand der Pflanzenteile (Samen) wird das Protoplasma viel wasserärmer und kann es sogar steifbrüchig werden, ohne seine Lebensfähigkeit einzubüssen. Die Kohlenhydrate, wie Stärke und Zucker, kommen in den verschiedenen Zellarten vikarierend vor. So fehlen den Samenkörperchen freie Kohlenhydrate, doch konnte dafür das Cerebrin nachgewiesen werden, es ist dies eine Verbindung eines Kohlenhydrats (Milchzucker) mit einem anderen Atomkomplex. Man kann also kurz sagen, zu den wesentlichen, stets nachweisbaren Stoffverbindungen des Protoplasmas gehören Eiweissstoffe, Kohlenhydrate und anorganische Verbindungen. Dabei ist die bemerkenswerte Thatsache zu beachten, dass in gewissem Umfang jeder Tierart besondere Eiweissstoffe zukommen, also jedes Tier chemisch verschieden zusammengesetzt ist. Dies ergiebt sich nach Huppert aus folgendem: die Hämoglobine des Blutes sind Verbindungen einer farbigen Substanz, des Hämatins mit Eiweiss. Das Hämatin ist bei allen Tieren immer dieselbe Substanz und ist auch immer mit gleichen Äquivalenten mit der Eiweisssubstanz vereinigt. Da aber festgestellt ist, dass die in krystallinischer Form rein darstellbaren Hämoglobine der verschiedenen Tiere verschieden sind, indem sie in verschiedener Weise krystallisieren, so ist der Schluss berechtigt, dass die chemischen Unterschiede des Hämoglobins auf chemischen Unterschieden der Eiweisssubstanzen beruhen und wo solche Differenzen gewisser Eiweissstoffe bestehen, ist es höchst wahrscheinlich, dass auch andere Einzelheiten im chemischen Bau des

Tieres verschieden sind. So hat sich thatsächlich nachweisen lassen, dass die Cholsäure der Galle bei jedem Tier verschieden ist, ferner haben sich bei den verschiedenen Tierarten verschieden zusammengesetzte Fette nachweisen lassen.

Diese chemische Differenzierung der Konstitution des Protoplasmas der verschiedenen Tiere, die dem weiter unten zu entwickelnden Polymorphismus des Protoplasmas der Zellen parallel zu setzen ist, ist von grosser Wichtigkeit für die Lehre der Immunität gegen Infektionskrankheiten, für die Frage der Transplantationsfähigkeit der Gewebe u. s. w. Vielleicht hängt die individuelle Eigenart der Organismen mit dieser chemischen Eigenart der Individuen zusammen. Man darf diese chemische Eigenart nicht als konstant betrachten, vielmehr verändert sie sich mit dem Alter der Tiere und macht einen mit der Entwickelung der Tiere parallel gehenden Entwickelungsgang durch.

Aggregatzustand des Protoplasmas.

Das durchschnittliche Verhalten des Aggregatzustandes lässt sich am besten vergleichen mit dem Aggregatzustand gelatinierter Lösungen, die sich nach Nernst (Theoretische Chemie 1898) folgenderweise verhalten: „Eine gelatinierte Lösung, so sagt Nernst, bietet mehrfache Eigentümlichkeiten; ein Mittelding zwischen fest und flüssig, der Grösse der inneren Reibung und mehr zu den festen Stoffen hinneigend, sowie durch den Besitz einer deutlichen Verschiebungselasticität scharf von strengflüssigem Brei unterschieden, hat sie sich doch viele Eigenschaften der tropfbar flüssigen Lösungen bewahrt.“

Dieser hierdurch trefflich charakterisierte eigentümliche Aggregatzustand des Protoplasmas, zwischen fest und flüssig, den man kurz als zähflüssig bezeichnen kann, ist sowohl bei verschiedenen Organismen als auch in ein und derselben Zelle ein sehr verschiedener. Ich erinnere an die Verschiedenheit einer Qualle und eines Samenkorns, ferner lässt es sich leicht an befruchteten Eiern konstatieren, welche man im Ziegler'schen Kompressarium beobachtet, dass der protoplasmatische Inhalt einer Eizelle in Ruhezustand sehr leicht durch Pressung herausgedrückt werden kann, während im Zustand der Mitose, wo die Sphärenstrahlung das Protoplasma durchsetzt, das Protoplasma so zäh wird, dass es selbst bei Anwendung sehr erheblicher Druckdifferenzen, mit Benutzung eines der Schrauben des Apparates, es nicht ohne weiteres leicht gelingt, dasselbe durch Massage aus der Zelle heraus zu pressen. Es ist daher sicherlich nicht richtig, wenn man das Protoplasma einfach für eine Flüssigkeit erklärt, höchstens kann man sagen es ist gelatinös flüssig, ebenso wenig würde es der Sache entsprechen, wenn man das Protoplasma für fest erklären wollte. Auch die Kerne und deren Be-

standteile, die Nucleolen und das Chromatin, verhalten sich gegen Druck wie eine zähe Flüssigkeit.

Struktur des Protoplasmas.

Nachdem sich die Einsicht Bahn gebrochen hat, dass das Leben nicht in den chemischen Eigenschaften einer besonderen Verbindung besteht, dass es kein lebendes Eiweiss giebt, sondern dass die Grundlage des Lebens ein vielfältiges chemisches Gemisch ist, war es zugleich klar geworden, dass unter lebendem Protoplasma nicht einfach ein chemisches Stoffgemenge verstanden sein kann, dass dieses Stoffgemenge unmöglich die lebende Substanz ausmachen kann, dass vielmehr das Wesentliche das Protoplasma eine bestimmte Konfiguration dieser Substanz ausmacht, die Organisation, welche sich zum chemischen Material verhält wie eine Maschine zu den sie aufbauenden Materialien, wie um ein Beispiel anzuführen eine Elektrisiermaschine zum Glas und zum Messing.

Demnach ist das Wesentliche an der lebenden Substanz die Form, ähnlich wie das an den von Menschen hervorgebrachten Maschinen und Kunstwerken auch der Fall ist. Das Wesentliche an der Statue der Venus von Milo besteht in der Form, in die der Geist und die Hand des Künstlers den spröden Marmor zwang. Würde man sie zertrümmern, so hätte das Kunstwerk aufgehört zu sein und es blieb nur ein Haufen von Marmorstücken übrig.

Ein besonderer Punkt ist aber beim Protoplasma der Organismen noch zu beachten und mag hier sogleich bemerkt werden. Das Material, welches das Protoplasma der Organismen aufbaut besteht aus denselben Grundstoffen, aus welchen sich die anorganische Erdrinde zusammensetzt und die chemischen Grundkräfte sind ebenfalls die gleichen. Allein schon die Verbindungen, welche das Protoplasma zusammensetzen, kommen teilweise in der leblosen Natur nicht vor und werden nur vom Protoplasma der Pflanzen oder der Tiere selbstgebildet, bedürfen also der Mitwirkung der Thätigkeit lebender Zellen. Das ist das sichere Faktum der chemischen Untersuchungen des vergangenen Jahrhunderts. Nun ist es allerdings der zielbewussten Synthese des Chemikers in unseren Laboratorien möglich, künstlich organische Verbindungen herzustellen, ja im Prinzip muss die Möglichkeit der Synthese der Eiweissstoffe zugegeben werden. Allein ausserhalb unserer Laboratorien und dem Protoplasma der pflanzlichen und tierischen Zellen findet niemals eine Synthese einer organischen Verbindung aus anorganischem Material statt, ja ihre Wahrscheinlichkeit ist so gering, dass man sehr wohl berechtigt ist, sie für unmöglich zu erklären.

Metastrukturen.

Diese postulierte, feinste Organisationsstruktur der lebenden Substanz ist uns freilich völlig unbekannt. Sie liegt jenseits der Grenze des mit dem Mikroskop Sichtbaren und man kann sie deshalb als Metastruktur des Protoplasmas bezeichnen. Sie muss die spezifische Struktur des materiellen Substrats ausmachen.

Man hat verschiedentlich versucht spekulativ in das Dunkel dieser Metastrukturen des Protoplasmas einzudringen und ist zu der Hypothese gelangt, dass es sich aus letzten lebensthätigen Elementengebilden zusammensetze. Derartige letzte lebende Teilchen muss man sich aber keineswegs etwa als einfach denken, oder gar als molekulär, sondern sie müssen als noch höchst komplexe Bildungen angesehen werden, welche sich wiederum aus elementaren Maschinenteilen zusammensetzen. Eine sehr scharfsinnige Definition dieser hypothetischen Metastrukturen verdanken wir Roux. Derselbe geht aus von den charakteristischen, allgemeinen und wesentlichen Leistungen der Organismen, welche er folgendermassen einteilt:

1. Die Selbstassimilation, die Produktion spezifisch strukturierter, den betreffenden Organismen selber gleichender Substanz.

2. Die Selbstbewegung im Sinne von Massenbewegung aus eigner innerer Kraft.

3. Die Selbstausscheidung des unbrauchbar Gewordenen.

4. Die Selbstteilung, eine bestimmte feste Koordination von Selbstbewegungen.

Alle diese Funktionen dienen der eigenen Erhaltung des Protoplasmas, die also wesentlich eine Selbsterhaltung ist. Diese Selbsterhaltung wird sehr erheblich gesteigert durch

5. Die Selbstregulation aller dieser Leistungen und zwar nicht bloss auf die Grösse derselben sondern auch etwas auf die Qualität.

So stellen nach Roux, Selbstassimilation, Selbstbewegung, Selbstausscheidung, Selbstteilung, Selbstregulation, die in ihrer Vereinigung Selbsterhaltung bewirken, das allgemeine Wesen des Organismus dar. Dazu kommt aber noch das Vermögen besonderer typischer Selbstgestaltungen qualitativer und formaler Selbstdifferenzierungen und weiterhin kommen noch besondere Leistungen hinzu z. B. die seelischen Funktionen.

Schon die wunderbaren elementarsten Vorgänge der organischen Selbstassimilation sind nach Roux's Vorstellungen äusserst kompliziert, da sie aber trotzdem überaus konstante Resultate geben, müssen sie unter Selbstregulation sich in festgeschlossene Molekularverbänden vollziehen. Ähnliches gilt für die anderen Arten der Selbsterhaltung.

Indem Roux nun diese Leistungen des Protoplasmas gleichsam personifiziert, nimmt er zunächst kleinste, lebensfähige Zellteile, Bionten an, welchen die Fähigkeiten der Selbstassimilation (inkl. Massenwachstum), Selbstausscheidung, Selbstbewegung und Selbstteilung, also alle elementarsten Lebensleistungen zukommen, so dass sie als letzte Elementarorganismen bezeichnet werden können. Diese entsprechen den von Wiesner aufgestellten Plasomen, den Weismann'schen Biophoren und den Pangenen von de Vries. Als Beispiel grösserer sichtbarer Gruppen dieser vier unsichtbaren Träger der Leistungen der lebenden Substanz sind z. B. die Trophoplasten und die Chlorophyllkörner anzusehen, welchen die erwähnten vier Eigenschaften zukommen. Roux teilt diese Träger der Protoplasmaeigenschaften systematisch ein und bezeichnet diejenigen, welche das Höchste leisten, nämlich die Selbstteilung, als Automerizonten. Neben oder in den Automerizonten können Gebilde vorkommen, die bloss die Fähigkeit der Selbstbewegung, Selbstassimilation inkl. Massenwachstum und Selbstausscheidung haben, diese werden wieder nach der höchsten Leistung, der Selbstbewegung, des Autokineonten bezeichnet. Neben oder wiederum in diesen Autokinconten sind Gebilde denkbar, die bloss der Selbstassimilation inkl. Massenwachstum und Selbstausscheidung fähig sind und die als Autoisoplassonten oder kürzer als Isoplassonten zu bezeichnen sind.

Über den Automerizonten denkt sich dann Roux noch höhere Zellbestandteile stehen, die ausser allen diesen Leistungen noch besondere gestaltende Leistungen haben, die als Idioplassonten bezeichnet werden, zu welchen Roux z. B. die Chromatinkörner des Zellkernes rechnet.

Roux führt dann aus, dass diese analytisch unterschiedenen Arten von Zellbestandteilen in Form von rundlichen, deutlich abgegrenzten Gebilden in Gruppen sehr wohl sichtbar sein können, als sogenannte „Körnchen", Zellgranula oder Mikrosomen, woraus zugleich hervorgeht, dass man diese sichtbaren Bildungen noch nicht als letzte Elementarorganismen ansprechen darf.

Ehe wir zu diesen sichtbaren Teilen des Protoplasmas übergehen erscheint es erforderlich den Begriff der Metastrukturen, der eine sehr grosse Wichtigkeit hat, noch weiter auszuführen. Zunächst ist die Hauptfrage, können wir überhaupt mit Bestimmtheit auf derartige durch den supramolekularen Aufbau des Protoplasmas bedingte Struktur schliessen. Darauf ist mit ja zu antworten, wenigstens bei gewissen Protoplasmaprodukten des Zellleibes, nämlich den Bindegewebsfasern und den Muskelfibrillen. Da die Gründe für die Metastrukturen dieser Gebilde so schlagend sind, dass sie fast mit der direkten Beobachtung konkurrieren

können, so mögen sie hier bei Besprechung der Protoplasmastruktur eingeschaltet werden. Die eine Reihe dieser besonders feinen und höchstinteressanten Beobachtungen stammt von Roux, die andere von M. Heidenhain.

Roux beschreibt sie als funktionelle Metastrukturen des Bindegewebes in folgender Weise: „Das Sehnengewebe enthält über 60 % Wasser, hat aber trotzdem die Zugfestigkeit fast des weichen Eisens und rechtwinklig zur Faserrichtung eine sehr erhebliche Druckfestigkeit, an welcher allerdings die Zugfestigkeit erheblich beteiligt ist, in dem der Druck sich (sekundär) grösstenteils in Zug umsetzt. Trotz dieser grossen Festigkeit hat eine zehnmal so lange als dicke Sehne nicht einmal soviel Strebfestigkeit, also Biegungsfestigkeit, um bei aufrechter Haltung der Sehne ihr eignes Gewicht tragen zu können. Dies könnte man geneigt sein allein von der Zusammensetzung aus feinen Fasern abzuleiten, bei ungenügender Verbindung derselben gegen seitliche Verschiebung, also Abscheerung. Doch sprechen folgende andersartige Beobachtungen dafür, dass auch jede Primitivfaser noch eine besondere, ihrer Funktion, nämlich Zugwiderstand zu leisten, angepasste Struktur besitzt."

„Beim Eintrocknen" so führt Roux aus „wird eine Sehne nämlich nicht kürzer sondern bloss dünner, beim Quellen (in schwacher Essigsäure) wird sie nicht länger sondern bloss dicker und durch Schlängelung ihrer Fasern etwas kürzer. Also die Längsdimensionen der Bindegewebsfasern ist unveränderlich, die spezifischen Molekel sind in der funktionellen Richtung so fest verknüpft, dass beim Trocknen kein Wasser heraus, beim Quellen keins hinein kann, so dass also in diesen Dimensionen wohl überhaupt keine Wassermolekel als solche zwischen gelagert sind. Diese spezifische, der dimensionalen Funktion angepasste unsichtbare Struktur kann man als die „dimensionale funktionelle Struktur" der Bindegewebsfaser bezeichnen."

„Betrachtet man ferner das Kniegelenk eines gekochten oder gebratenen Vogels, so sind die gespannten Seitenbänder des Gelenks noch fest, nicht in Leim umgewandelt. Dies bekannte Verhalten hat Rollett direkt experimental geprüft, indem er Sehnen in einen Stahlbogen spannte und kochte. Allmählich aber sehr langsam werden solche straffen Bänder auch in Leim verwandelt, aber durch Ablösung vom Knochen und dadurch bedingte Entspannung. Wahrscheinlich geht hier die Verwandlung von der stets etwas gebogenen Befestigungsstelle am Knochen, speziell von der konkaven Seite derselben aus, die weniger gespannt ist als die konvexe Seite. Ferner bekommt, wie Roux sah, eine in schwacher Essigsäure gequollene durchscheinende Sehne sofort wieder ihren früheren Atlasglanz, wenn man sie etwas dehnt. Ihre

Molekel sind durch die Quellung also nur etwas verschoben worden und erlangen daher bei Zug sogleich ihre normale Anordnung wieder."

„Während so also die Bindegewebsfaser in der funktionellen Richtung einen besonders festen Molekularverband haben muss, aus dem beim Tode nichts aus- und in den nichts eintreten kann, schrumpft eine lebend entspannte Bindegewebsfaser und wird erheblich kürzer und bei dauernd abnormen Zug wird sie länger." (Roux fand z. B. die Achillessehne des Menschen, an einem Bein mit Feststellung des Kniegelenkes im rechten Winkel, um 6 cm kürzer als die der gesunden Seite.)

Auch Muskelfasern trocknen und quellen, nach Roux, in der funktionellen Richtung weniger als rechtwinkelig dazu und sind ausserdem bei querer elektrischer Durchströmung nicht erregbar. Ähnliches gilt für die Nerven, also haben auch diese Gebilde in der funktionellen Richtung besondere dimensionelle Struktur.

Über den gradweisen Unterschied, welcher zwischen unsichtbar molekularer und sichtbarer mikroskopischer Struktur statt hat, mögen hier weiter folgende, allgemeine Erörterungen, die M. Heidenhain aufgestellt hat Platz finden. Dieser hervorragende Mikroskopiker führt folgendes aus:

Im Gegensatz zu der Ansicht, dass wir uns nur an das zu halten haben was wir sehen und eine Zuhilfenahme des Nichtsichtbaren auszuschliessen sei, betont er, dass eine derartige Einschränkung der Grund ist, dass man sich in eine Sackgasse verfahren hat. Ähnlich wie Roux hebt auch M. Heidenhain hervor, dass die ungeheuere Überzahl aller überhaupt im lebenden Organismus vorhandenen Strukturen unseren Augen verborgen ist. Etwa $^9/_{10}$ aller vorhandenen Strukturen liegen auf molekularem Gebiet, sind also für unsere optischen Mittel nicht sichtbar, während das letzte Zehntel über die Schwelle der Wahrnehmung hervortritt. „Wenn wir uns nur an das halten was sichtbar ist, so kommen wir zu einem Heer zusammenhangsloser histologischer Daten, an dem wir jetzt leiden; man glaubt an Exaktheit das Möglichste zu leisten, wenn man deskriptiv bleibt, aber gerade das Umgekehrte trifft nach meiner Meinung zu. Unser Heil beruht nicht allein auf den Strukturen, die wir sehen, denn mit dem Auge allein werden wir nie eine vollständige Untersuchung machen; wir können die wirkliche, wahrhaftige Anwesenheit einer Struktur auch durch den blossen logischen Schluss feststellen, indem wir von mikroskopischen oder gleichviel von physikalischen, chemisch-physiologischen Erscheinungen ausgehen. Die Anschauung aber, dass eine organische Struktur entweder vorhanden ist, und dass es dann notwendig gelingen müsse, sie auf mikroskopischem Wege zur Darstellung zu bringen, oder: dass wir mikroskopisch nichts zu sehen bekommen und dass dann für unsere Überlegungen und für die wissenschaftlichen

Fortschritte die fragliche Struktur nicht existiert, birgt wohl einen Anthropomorphismus in sich.“

„Die einfache Überlegung, dass das, was wir als „histologische“ Struktur in der Zelle sehen, nichts vom Himmel Gefallenes ist, sondern dass, wenn eine solche Struktur im Sinne unserer groben Mittel zur Differenzierung kommt, sie doch schon vor der im Feineren vorhanden war und durch eine analoge molekulare Umordnung innerhalb der zu Grunde liegenden organischen Basis bedingt wurde, müsste jeden dabei belehren, dass wir fortgesetzt uns bemühen sollten von dem Wenigen was sichtbar ist, unter Zuhilfenahme möglichst aller, auf verschiedenen Gebieten erreichbarer Thatsachen auf das Viele, was der Natur der Sache nach unsichtbar bleiben muss, zu schliessen, um so allmählich die theoretische Grundlage für das Verständnis des tieferen Zusammenhanges der zufällig hier und da aus dem Meere des Unsichtbaren emportauchenden histologischen Inseln zu gewinnen. Die Frage der Grösse der Dinge spielt im Hinblick auf den Wert, den wir ihnen für den Fortschritt unserer Erkenntnis zuschreiben müssen, keine Rolle, und es steckt vor allem kein einheitliches Prinzip dahinter, wenn eine Reihe diverser Strukturen uns den Gefallen thun, über die zeitlich bedingte Schwelle der Wahrnehmung emporzutreten. Auf mikroskopischem Gebiet wird leider öfter nicht in dem gedachten Sinne untersucht; man fürchtet den Namen des Morphologen zu verlieren und betrebt sich aus der Anwendung des Mikroskops eine Wissenschaft zu machen, indem man da Halt macht, wo das Instrument aufhört sichtbare Thatsachen zu liefern, während in Wahrheit das Mikroskop bei Ergründung der wahren körperlichen Natur nur ein beschränktes Hilfsmittel sein dürfte.“

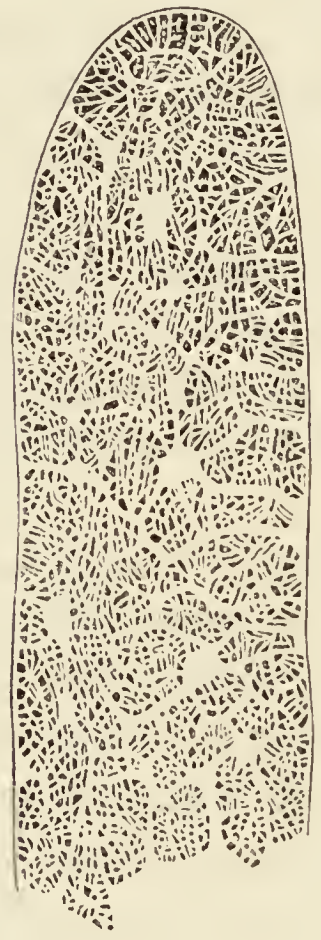


Fig. 1.

Stück eines Querschnittes durch ein Primitivbündel der Raupe von Bombyx Neustria. Cohnheim'sche Felderung. Nach M. Heidenhain.

Es handelt sich beispielsweise darum zu zeigen, dass der Unterschied zwischen molekularer und histologischer Struktur sicherlich hier und dort nur ein solcher des Grades ist, und dass es aus diesem Grunde mitunter möglich wird, aus der histologischen Struktur auf die zu Grunde liegende Molekularstruktur zu schliessen und sich ein Urteil zu bilden über die wahre Struktur der lebenden Zelle.

Mit der Cohnheim'schen Felderung der Muskeln der Schmetterlingsraupe hat es folgende Bewandtnis. Es haben schon andere Autoren

angegeben, dass die feinsten sichtbaren Felder zu gröberen Feldern einer zweiten Ordnung, diese wohl auch zu Feldern einer dritten Ordnung zusammentreten können. Allein wenn wir unsere Muskelquerschnitte auf diesen Punkt hin betrachten, so kommen wir auf leichte Weise bis zu Feldern fünfter Ordnung. Der gewöhnliche Fall ist, dass die Sarkoplasmastrassen von einer oder mehrerer centralen Kernreihen aus radiär gegen die Peripherie laufen, wobei sie Seitenzweige abgeben, die sich ihrerseits wiederum fortgesetzt in ein immer feineres, netziges Geäder aufteilen. An solchen Querschnitten kommt man leicht bis zu Feldern siebenter Ordnung.

„Wo haben wir nun die Muskelfibrillen? In Bezug auf diese herrscht in der Litteratur eine grosse Verwirrung. Entsprechen die kleinsten Felder den Fibrillen? Sehen wir uns die kleinsten Querschnittsbilder näher an, so erscheinen sie unter den mannigfaltigsten Formen; sie sind fast durchgehends eckig, mitunter bandartig, häufig auch am Rande eingekerbt, so dass sie wie aus mehreren kleinen Querschnittsfiguren zusammengeflossen erscheinen. Es könnte also sein, das wir die Fibrillenquerschnitte hier noch nicht vor uns haben, wir müssen also zu höheren Vergrösserungen und schärfer differenzierten Präparaten fortschreiten. Es wird sogleich ersichtlich, dass einige der vermeintlichen Fibrillenquerschnitte Gruppen von solchen waren, trotzdem sehen wir die feinsten Felderchen immer noch von unregelmässigem Umriss und mit Andeutungen von Teilungen. Nehmen wir noch stärkere Vergrösserungen, so ist der Erfolg derselbe und das Ende ist nicht zu erreichen. Bei 1500facher Vergrösserung ist das Bild immer noch anscheinend von tadelloser Schärfe, die ursprünglich sichtbaren Felderchen sind in Unterabteilungen zerlegt; wo wir anfangs einen Fibrillenquerschnitt sehen, bemerken wir jetzt deren mehrere, aber der Charakter der mikroskopischen Erscheinungsweise hat sich nicht geändert. Nach wie vor sind die feinsten Felderchen zumeist von eckigem Umriss mit Andeutungen von Teilungen versehen und vor allen Dingen sehr verschieden im Durchmesser. Wann werden wir das Ende erreichen? Etwa dann wenn die Optiker im nächsten Jahrhundert uns Mikroskope zur Verfügung stellen, welche statt einer höchstmöglichen 1500fachen eine 3000fache Vergrösserung ermöglichen? Gewiss würden wir auch dann einen Fibrillenquerschnitt nicht finden.

Hensen bemerkt schon, dass die Muskelsäulchen sich sehr leicht parallel ihrer Längsachse in Fibrillen spalten, ihre Spaltbarkeit ist so gross, dass eine Grenze dafür nicht nachzuweisen ist, da die feinsten Fibrillen ausserhalb des Bereiches unseres Wahrnehmungsvermögens liegen. Das ist ganz charakteristisch, dass man zu einer unteren Grenze der Spaltbarkeit nicht gelangen kann. Auch am Embryo, sobald man

die ersten Fibrillen angelegt findet, zeigen sie schon eine Querstreifung und sind von verschiedenem Kaliber, so dass es nicht möglich ist genau zu bestimmen, was die zuerst erscheinenden Elementarfibrillen waren."

Was haben wir nun von der Muskelfibrille zu halten? Eine Muskelfibrille ist in jedem einzelnen Spezialfall immer gerade das, was wir nach Massgabe unserer augenblicklichen optischen, färberischen oder sonstigen technischen Hilfsmittel als scheinbar einheitliches Fasergebilde aus der metamikroskopischen Fasertextur des Muskels zu isolieren vermögen.

„Es lässt sich für bestimmte Fälle nachweisen, dass zwischen der histologischen und der Molekularstruktur der lebenden Masse kein qualitativer Unterschied, sondern nur ein solcher des Grades besteht, so dass unter Umständen aus der morphologischen Anordnung mit zwingender Notwendigkeit auf die Molekularstruktur geschlossen werden kann. Geschieht dies mit der nötigen Kritik, so ist man in der Lage, gegebenen Falls allerhand Widersprüche und Differenzen verschiedener Beobachter in befriedigender Weise aufzuklären. — Überlegt man sich die Sache recht, so giebt es nur e i n e Sorte von körperlicher Struktur: die Unterscheidungen von makroskopisch, mikroskopisch und molekular enthalten unvollkommene Begrenzungen gewisser Gebiete, dessen ungefährer Umfang durch den Wirkungskreis unserer äusseren Hilfsmittel bestimmt wird." Da man die Radiärstruktur der Leukocyten und die Polradien während der Mitose nur in möglichst grossen Zellen der Amphibien findet, an kleinen Zellen der Amphibien oder an kleinzelligen Wirbeltieren nicht, so darf man daraus nicht den Schluss ziehen, dass wir in Wahrheit viele verschiedene Formen der Mitose haben, solche ohne und solche mit Radiärstruktur, und Unterabteilungen teils mit geringerer teils mit besserer Ausprägung dieser Struktur. Ein rotes Blutkörperchen, welches im mikroskopischen Bild auf 2 cm vergrössert worden ist, zeigt keine Strahlung, ein Amphibienei von 1,5 cm Durchmesser würde bei einer Vergrösserung von 2500 ein Bild von 3,75 m haben. „Muss nicht mit abnehmender Grösse die Struktur immer mehr und mehr einschrumpfen, bis sie bei kleinen Zellen auf das Gebiet der Molekularen zu liegen kommt?"

„Es ist ja allerdings möglich, dass bei einer Serie von Zellen, die von successiv abnehmender Grösse gedacht werden, die Strahlen nicht in demselben Verhältnis an Dicke verlieren, sondern dass auch ihre Zahl abnimmt; dann würde der Fall denkbar sein, dass viele Radiärstrahlen einer grossen Zelle in einer kleinen durch eine geringere Anzahl von gleichen Kalibern ersetzt wären. Allein dieser Modus der Strukturveränderung bei sinkender Körpergrösse kann nicht von grosser Bedeutung sein, vielmehr zeigt die Beobachtung ganz im allgemeinen, dass die

Radiärstrahlen um so feiner werden, je kleiner das Objekt ist, und dass sie schliesslich bei Zellen der kleinsten Art unseren Augen ganz entschwinden.“ Die Polstrahlung verhält sich in diesen letzteren Fällen nach M. Heidenhain so, als hätte man sie aus dem centralen Areal einer grösseren schön ausgebildeten Strahlung herausgeschnitten, mit anderen Worten: die Strahlung ist auf das molekulare Gebiet übergetreten.

„Über die physiologische Bedeutung der Vergröberung der Struktur bei Teilungsbildern von grossen Dimensionen wird wohl niemand in Zweifel sein. Ein Amphibienei von 1,5 mm würde an Volumen etwa 8300mal grösser sein als das rote Blutkörperchen einer Ente. Die während der Teilung zu bewegende Masse ist also ausserordentlich viel grösser, und die gröberen Polradien entsprechen einer Anpassung an die zu bewältigende Arbeitsleistung.“

Sichtbare Strukturen des Protoplasmas.

Die Gerüststruktur.

Nach diesem theoretischen Ausblick auf die durch Überlegung erschlossenen aber mit dem Mikroskop nicht nachweisbaren, letzten Strukturteile des Protoplasmas, wenden wir uns nunmehr denjenigen Strukturen zu, die sich als sicher vorhanden demonstrieren lassen und deshalb nicht etwa als hypothetisch oder theoretisch bezeichnet werden können, sondern auf deutlich sichtbare, zum Teile mit lebenden Präparaten wohl kontrollierbare Thatsachen fussen.

Es ist dies zunächst das Fadengerüst, welches zunächst von C. Frommann, E. Klein, W. Flemming, E. van Beneden, Carnoy, M. Heidenhain, mir und anderen vielfach beschrieben und demonstriert ist und welches namentlich von W. Flemming als typisch für das Protoplasma gegenüber allen anderen Strukturen proklamiert wurde. Deshalb werde ich im folgenden mich an das halten was W. Flemming über diese Dinge gesagt hat. W. Flemming unterscheidet ein netz- oder gerüstförmiges Fadenwerk, welche er als Filarmasse oder das Mitom bezeichnet und die dazwischen liegende Substanz, die Interfilarmasse oder das Paramitom. „Die Fäden haben vielfach einen gewundenen, oftmals einen parallelfaserigen Verlauf und hängen in der Regel ohne Unterbrechungen gerüstförmig zusammen. Diese Fäden sind nicht lediglich als Aufreihungen von Körnchen anzusehen vielmehr erscheinen sie als kontinuierliche Stränge; es mögen Körnchen in sie eingelagert sein, aber es muss dann eine Substanz da sein, welche diese verbindet und als Fäden zusammenhält.“ Allen anderen Anschauungen hält W. Flemming daran fest, dass die Substanz der Zelle aus

zwei voneinander verschiedenen Substanzen besteht, einerseits Fadengerüsten oder irgendwie anders geordneten Fadenstrukturen, und anderseits Zwischensubstanz, Interfilarsubstanz. Flemming hält diese Fäden nicht für einzelne unabhängige Dinge, die mit freien Enden aufhören. W. Flemming hält ferner die Interfilarmassen keineswegs für eine blosse wässerige Flüssigkeit oder die Filarmasse für das eigentlich lebende Protoplasma, vielmehr bilden beide Substanzen miteinander das Fadengerüst und seine Zwischensubstanz den lebendigen Leib der Zelle, doch sprechen einzelne Beobachtungen dafür, dass man den Sitz der wichtigeren Vorgänge innerhalb der Fädchenstruktur zu suchen habe. So z. B. liegen in Eierstockseiern des Säugetieres, wo die Bildung von Dotterkörnchen im Gange ist, die noch kleinen Dotterkörnchen in der Substanz der Fäden eingebettet, je grösser sie werden desto mehr rücken sie hinaus in die Interfilarmasse; das lässt vermuten, dass die Vorgänge, die zur ersten chemischen Ausgestaltung der Dotterkörnchen führen, ihren Sitz in der Substanz der Fäden haben. Dass ferner bei Bewegungen innerhalb des Zellleibes, diese Mitomfäden beteiligt sind, dafür geben die Beobachtungen bei der Zellteilung und die Erscheinungen an den sich bewegenden Leukocyten reichlichen Anhalt. Durch Beobachtungen am lebenden Objekt wird ausgeschlossen, dass die Fadenwerke als Kunstprodukte der Fixierung entstanden sein könnten, etwa als fädige Gerinnung in flüssiger Substanz. Am besten sieht man nach W. Flemming diese Gerüstwerke an feinen Schnitten der Ovarialeiern des Kaninchens. Hat man hier die Fadenwerke scharf gefärbt, so sieht man jedes Fädchen als runden, körperlichen Strang, mit rundem optischen Querschnitt, so dass etwa eine Verwechselung mit Kantenbildern von Wabenwerken ausgeschlossen erscheint. Ferner sieht man sie an feinen Schnitten der Leber des Frosches und den Spermatogonien des Hodens, (in dem Stadium wo der Kern polymorph wird und die Sphäre sich zerlegt hat). Ein sehr zartes Fadengerüst durchsetzt hier die ganze Zelle. Dieses Netzwerk ist hier an einer Stelle, nahezu der Mitte der Zelle, immer von engerem Maschenwerk und kurzem geraden Verlauf der Fäden. Wenn diese ein blosses künstliches Gerinnsel wären, so sollte man erwarten, dass ein solches überall in der Zelle gleiche Anordnung hatte. Ferner zeigen solche Strukturen nach W. Flemming Knorpelzellen, Bindegewebszellen und Leukocyten, ferner die Nervenzellen und die Achsencylinder.

Die Bedeutung dieser Flemming'schen Gerüstlehre des Protoplasmas liegt darin, dass sie unumstösslich feststeht, also keine Theorie sondern eine Thatsache ist, mit deren Existenz man sich abfinden muss, um ihre Deutung zu suchen.

Einige dieser Strukturen lassen sich aber nach meiner Meinung

schon sehr gut deuten. So sind die Fäden, welche man in der Spindel und den Strahlungen während der Zellteilung im Protoplasma findet, ferner die Strahlungen in den Leukocyten, sicher anzusehen als trajektorielle Strukturen, hervorgerufen durch den Reiz der Centralkörperchen. Die Fäden der Nervenzellen, Bindegewebszellen und wahrscheinlich auch der Knorpelzellen sind auf eine Stufe zu setzen mit den Fibrillen der glatten und quergestreiften Muskeln und demnach nicht als eigentliche Protoplasmastrukturen im engeren Sinne sondern als parablastische Bildungen anzusprechen, welche weiter unten näher besprochen werden. Dasselbe gilt für die Fibrillen in den Flimmerzellen und Cylinderzellen des Darms sowie den Schwänzen der Spermien. Eine grosse Reihe derartiger Strukturen dürfte also als Anpassungen an bestimmte Funktionen angesehen werden.

Körnerbildungen. Mikrosomen.

Das Vorkommen von Körnerbildungen im Protoplasma ist eine schon sehr lange bekannte Thatsache und haben dieselben von jeher zu sehr verschiedenen Deutungen Veranlassung gegeben.

Schleiden, Schwann, Purkinje und Henle wollten in ihnen zum Teil die allerersten und allgemeinsten Formelemente der tierischen und pflanzlichen Gewebe sehen und definierten sie als Elementarkörnchen, während schon damals H. von Mohl und Max Schultze dieselben als Einlagerungen und nicht als wesentliche Bestandteile des Protoplasmas auffassten.

Neuerdings sind diese Körner wieder von hervorragendem Interesse geworden, seit Ehrlich dieselben in den Leukocyten durch verfeinerte Färbemethoden in vorzüglicher Weise kenntlich gemacht hat und sie ferner namentlich in centrierten Fadensystemen der sich bewegenden Leukocyten und in den Polstrahlungen der Zelle während der Mitose in den ausgespannten Fäden, häufig in gleichen Abständen von einander liegend, gefunden werden wo sie sogar um das Centralkörperchen konzentrische Kreise bilden können. Diese Körner, welche van Beneden und M. Heidenhain besonders beschrieben haben werden vielfach als Mikrosomen bezeichnet. Dieselben sind bald gröber bald feiner und auf ihrer Einlagerung in die aus einer homogenen Substanz bestehenden Fäden beruht offenbar vielfach die Erkennbarkeit dieser durch Färbungsmittel, denn wo sie nicht vorhanden sind, z. B. in den sogenannten Sphären der Echinodermeneier während der Furchung, erscheinen diese homogen, obschon sie aus anderen Gründen für fädig gehalten werden müssen. Über die Bedeutung dieser Mikrosomen weiss man bis jetzt so gut wie nichts.

Das Vorhandensein dieser und anderer Körner oder Granula hat

Altmann Anlass zu einer Hypothese gegeben, die vielfach heftige Gegnerschaft gefunden hat. Nach Altmann besteht nämlich das Protoplasma, ähnlich wie früher schon Bechamp und Estor annahmen, aus körnigen Bildungen oder „Bioblasten“ den Uranfängen des Lebendigen und einer zwischen ihnen liegenden Intergranularsubstanz, welche die Materie dieser Granula bilden sollte. Indem Altmann alle Körner, auch diejenigen welche sicher nur Zelleinschlüsse darstellen, zusammenwarf, hat er seiner Hypothese, die ein Kern von Wahrheit enthalten dürfte, sehr geschadet. Vom unparteiischen Standpunkt aus ist es nicht zu leugnen, dass derartigen Körnern vitale Eigenschaften zukommen mögen, wie wir das bereits von den Chlorophyllkörnern und Chromatoblasten der Pflanzen wissen und es für manche Pigmentkörner der Tiere höchst wahrscheinlich ist. Hätte Altmann die unglückliche Bezeichnung „Bioblasten“ vermieden und seine Hypothese nicht so kritik- und schrankenlos verallgemeinert, so würde er wohl kaum auf so allgemeinen Widerspruch gestossen sein. Die Behauptung, dass die Altmann'sche Färbungen lediglich Kunstprodukte (Ausfällungen) seien, ist sicherlich nicht richtig, wie namentlich die Befunde an Drüsen mit ihren Sekretkapillaren zeigen, die man gerade mit der Altmann'schen Methode vortrefflich demonstrieren kann und die dem lebenden Zustande entsprechen. Auch die Befunde der Pathologen z. B. an den Nierenepithelien sprechen durchaus für normalerweise vorhandene Granula.

Wabentheorie.

Bütschli ist durch umfangreiche Studien an den Protozoen zu der Vorstellung gekommen, dass das Protoplasma eine mit stärksten Vergrösserungen eben noch erkennbare, nicht über 1 μ grosse, kammerartige Beschaffenheit zeige, die er als „Schaum“ oder „Wabenstruktur“ bezeichnet. Im Innern dieser Waben soll der Zellsaft enthalten sein. Diese Struktur entspricht derjenigen künstlicher Schäume, für welche Plateau besondere physikalische Gesetze festgestellt hat. Deshalb unternahm es Bütschli die Eigentümlichkeiten der Protoplasmastrukturen auf die Gültigkeit dieser Gesetze hin zu prüfen und thatsächlich konnte Bütschli den Nachweis erbringen, dass die für künstliche Schäume geltenden physikalischen Gesetze auch von seiten des Protoplasma erfüllt sind. So ist denn Bütschli der erste gewesen, der seine Anschauungen über die Struktur des Protoplasmas nicht bloss auf das bei so starken Vergrösserungen immerhin zweifelhafte, optische Bild des Protoplasmas, sondern auch auf sein physikalisches Verhalten gegründet hat, wenn auch vielfach Bütschli Artefakte oder Bilder welche durch Einlagerungen von flüssigen und festen Körnern im Protoplasma hervorgerufen werden, als wirkliche Wabenstrukturen fälschlicher-

weise aufgefasst hat. Die uns hauptsächlich interessierenden Resultate Bütschlis dürften nach Rhumbler folgende sein:

1. Bei künstlichen Schaumwaben können mechanisch immer nur drei Lamellen in einer Kante zusammenstossen. Im mikroskopischen Bild bei Unterbeleuchtung müssen dementsprechend an der Grenze jeder Einzelwabe drei Linien in einem Knotenpunkt zusammenlaufen, das thun sie in der That beim Protoplasma ebenso, wie bei künstlichen mikroskopischen Schäumen.

2. Kleine Körperchen, die dem Schaum als Beimengung eingelagert sind, müssen sich mechanisch in den Knoten des Wabenwerkes ansammeln. Das thun sie in künstlichen Schäumen, und das Gleiche zeigt sich im mikroskopischen Bilde des Protoplasmas. Dies gilt aber beiderseits nur dann, wenn die kleinen Körperchen zur Wandmasse grössere Adhäsion als zur Wabeninhaltsmasse besitzen. Liegen die Verhältnisse umgekehrt, so können die Körperchen in die Wabenräume übertreten.

3. Bei einem Schaum stellen die Randwaben ihre an die Oberfläche angrenzenden Schaumwände mechanisch senkrecht zur Oberfläche. Bütschli nennt die auf solche Weise ausgezeichnete oberflächliche Wabenschicht „Alveolarschicht“, und weist sie bei verschiedenartigen Plasmakörpern ebenso nach wie bei künstlichen Schäumen.

4. Um kugelige Einlagerungen und um besonders grosse Waben künstlicher Schäume nehmen die Scheidewände der an die Einlagerungen zunächst anstossenden Waben eine radiärstrahlige Stellung ein. Dasselbe Bild hat Bütschli in kugeligen Einlagerungen anliegenden Plasmateilen nachgewiesen.

5. Wenn künstliche Schäume unter Wirkung von Zugkräften gestellt werden, so nehmen ihre in der Richtung des Zuges verlaufenden Wabenwände eine in der Zugrichtung verlaufende parallele, fibrillarstreifige Anordnung an. Dieselbe Erscheinung zeigen auch unter Zugwirkung stehende Protoplasmamassen.

6. Ist die Zugwirkung eine centrale, so entstehen in künstlichen Schäumen ebenso wie im Protoplasma weitgehende Strahlungen, die nach dem Zugcentrum hin gerichtet sind.

7. Der Wabenbau des Protoplasmas ist derjenige, welcher, vom mathematisch-physikalischen Standpunkt aus, die grösste Oberflächenentwickelung zwischen der Schaumwabensubstanz und der von ihr umschlossenen Wabeninhaltsmasse ermöglicht. Deshalb ist für die Wechselwirkung der festeren und der flüssigeren Substanz des Protoplasmas der Bau aus kleinsten Waben der ideal beste, der zweckmässigste Zustand für das Protoplasma.

8. Nach der Wabentheorie muss das Protoplasma einen im grossartigsten Massstabe wirksamen osmotischen Apparat darstellen, in dem

jede Wabe als osmotische Zelle im Sinne der Physik funktioniert. Das Verständnis der Differenzierung der Gewebszellen wird infolgedessem ganz ausserordentlich erleichtert. Der komplizierte morphologische Bau mancher Zellen wird plausibel, wenn man das, was man von dem Aufbau der Organe durch die bauenden Zellen weiss, auf die Zelle selbst in der Weise mit Bedacht überträgt, dass man die Zelle selbst als ein Organ ansieht, das sich mit Hilfe kleinster Zellchen, die Waben nämlich, aufbaut. Jedoch darf man, selbst nach Rhumbler, mit diesem Vergleich nicht zu weit gehen, vor allem darf man auf keinen Fall das Wachstum des Protoplasmas mit einer fortgesetzten Teilung der Zellwaben in Verbindung bringen.

Rhumbler hebt noch besonders hervor, dass es bei dem Bütschlischen Vergleich gar nicht darauf ankommt, welche chemischen Substanzen zur Herstellung der künstlichen Schäume verwendet werden, sondern dass nur die Aggregatzustände der, die Wabenwände einerseits und die Wabeninhaltsräume andererseits, darstellenden Substanzen von Wichtigkeit sind; die eine Substanz muss zäher als die andere sein und beide dürfen nicht miteinander mischbar sein, sonst würde man eine physikalisch einheitliche Substanz erhalten. Daher kommt es, dass die meisten der oben erwähnten Erscheinungen an ganz verschiedenartig hergestellten Arten von Schäumen wahrnehmbar sind. Es kam Bütschli nicht darauf an, die Chemie des Protoplasmas zu ermitteln, sondern er suchte durch seine Experimente die Physik der Schäume klarzustellen und fand, dass sie nach allen Richtungen hin mit den Erscheinungen übereinstimmen, welche er am Protoplasma wahrnehmen konnte.

Es ist demnach an der Wabentheorie*) offenbar das die starke Seite, dass sie die komplizierten chemisch physikalischen Wirkungsweisen der lebenden Zellen leichter verständlich erscheinen lässt. Die schwache Seite der Wabentheorie liegt darin, dass es schwierig ist diese Waben thatsächlich als sicher feststehende nachzuweisen, da sie lebend sehr schwer zu beobachten sind und an fixierten Präparaten allerhand Schrumpfungen und Quellungen sehr leicht wabige Strukturen hervorrufen, die aber eben Kunstprodukte sind und der Wirklichkeit nicht entsprechen. So kommt es, dass Bütschli und seine Schüler überall Waben im Protoplasma sehen, während andere, auch sehr gute Mikroskopiker davon nichts entdecken können. Dazu kommt, dass ausser den gröberen und feineren Körnern (Mikrosomen) auch sicher nicht protoplasmatische Einschlüsse, als Dotterkörner, Fettkörner, Zymogenkörner

*) Wie His sehr richtig hervorhebt, decken sich die Begriffe „Waben-“ und „Schaumstruktur“, welche vielfach promiscue gebraucht werden, keineswegs. Schäume sind Gemenge von zwei sich nicht mischenden Flüssigkeiten, wogegen wir bei Waben an Hohlräume denken, die durch feste Wandungen von einander geschieden werden.

der Pankreaszellen, Stärkekörner der Pflanzenzellen, Glykogenkörner und viele andere in der Substanz des Zellleibes liegen. Sie, welche mehr oder weniger als Stoffwechselprodukte des Protoplasmas angesehen werden müssen und bald gröber bald feiner sind, drängen die plastische Substanz des Protoplasmas passiv auseinander und geben demselben sehr häufig eine pseudowabige Struktur, ein Strukturbild das demnach mit einer für die lebende Substanz wichtigen Organisation gar nichts zu thun hat. Da solche Einschlüsse häufig flüssiger Natur sein können, so wird es leicht begreiflich wie durch die von ihnen zuwege gebrachte Verdrängung des Protoplasmas aus der pseudowabigen Struktur eine spongiöse oder vakuolisierte Struktur entstehen kann. Denken wir uns alle sichtbaren Einschlüsse aus dem Protoplasma fort, so bleibt eine für unser Auge homogene Substanz zurück, die wir als die eigentliche Protoplasmamasse, als lebensthätige Substanz der Zelle ansehen müssen In ihr müssten die feinen Bütschlischen Waben zu suchen sein, wenn sie eine wirkliche Bedeutung haben sollten, wie auch in ihr die Flemmingsche Gerüstsubstanz in den Zellen, wo sie vorkommt zu finden ist. Da wir aber das Protoplasma nicht als ein chemisches Stoffgemenge sondern für einen hochorganisierten Mechanismus ansehen müssen, so ist natürlich für das lebende Protoplasma eine spezifische Struktur des materiellen Substrats erforderlich, welche mit den noch verhältnismässig groben Strukturverhältnissen, dem Gerüstwerk und dem Wabenwerk sowie den Mikrosomen unmöglich zusammenfallen kann. Das Spezifische dieser postulierten Strukturen dürfte, wie schon oben ausgeführt, in den letzten lebensthätigen Teilchen liegen, sie bleiben für unsere optischen Hilfsmittel vollständig unerkennbar, gehören also zu den obengenannten Metastrukturen.

Mark- und Rindenzone des Zellleibes.

Fasst man diese Metastrukturen als Strukturen letzter Ordnung auf, so dürften die Granula oder Körnchen als Strukturen III. Ordnung, die Gerüste und Fäden sowie die Waben Strukturen II. Ordnung sein, während die Strukturen I. Ordnung an vielen lebenden Zellen schon ohne weiteres erkennbar sind, es ist dies das „Spongioplasma“ Leydigs oder das „Morphoplasma“ von Ballowitz, die mehr hyaline Zwischensubstanz ist das Hyaloplasma, oder auch der Zellsaft der Autoren. Dies Morphoplasma erscheint als ein Gerüst weicher Substanzmassen, das pseudopodienartige Stränge bilden kann. Ihrer Form und ihrer Verbindungsweise nach sind diese Stränge stetem Wechsel unterworfen. Von diesen beiden Hauptsubstanzen des Protoplasmas pflegt die trübe gerüstbildende Substanz mehr in der Umgebung des Kerns, die durchsichtige mehr an der Peripherie angehäuft zu sein, so dass wir an den

meisten tierischen Zellen eine topographische Trennung von zwei konzentrischen Schichten oder besser Zonen nachweisen können, eine mehr im Innern gelegene, centrale Markzone und eine mehr periphere Rindenzone. Diese Differenzierung, die vielfach auch als Endo- und Exoplasma bezeichnet werden, tritt vermutlich während der mitotischen Teilung der Zellen deutlicher hervor, ist aber auch schon im Ruhestadium an vielen Zellen erkennbar. Manche Zellen, wie die Eizellen und viele embryonale Zellen sowie Leukocyten zeigen nur den Charakter der Markzone. Die Rindenzone erscheint an vielen Zellen stärker differenziert, indem sich in ihr die paraplasmatischen Bildungen wie die Fibrillen der Nervenzellen und des Achsencylinderfortsatzes, die Muskelfibrillen und die Bindegewebsfibrillen finden, von denen die Markzone stets frei bleibt, während in ihr die Centralkörperchen und die von ihnen ausgehenden Strahlungeu zu suchen sind. Die Grenzen beider Zonen sind nicht scharf, sondern erscheinen verwischt, sie sind in den verschiedenen Zellarten von verschiedener Ausdehnung und in ein und derselben Zelle veränderlich. Für die Genese der Gewebe und ihrer Stellung zur Zellentheorie ist die Scheidung dieser beiden Zonen von grundlegender Bedeutung.

An sehr vielen Zellen, vielleicht an allen tierischen Zellen findet sich eine abschliessende, sehr dünne, aber nicht isolierbare, protoplasmatische Grenzschicht, die mit der Substanz des Zellleibes in Verbindung steht und nicht etwa eine festere für sich darstellbare Membran im Sinne des Schwannschen Zellschemas darstellt.

So erscheint nach His das gesamte Morphoplasma als ein zusammenhängendes Gerüst von der das Centralkörperchen umgebenden Innenzone ab bis zu der membranartig abschliessenden äusseren Grenzschicht. In seinen verschiedenen Abschnitten verschiedenartig gefügt, ändert dies Gerüst stetig seine Anordnung während der verschiedenen Phasen des Zellenlebens. Das Material, das in einem Zeitpunkt der Verdichtungszone angehörte, kann ein andermal in die Strahlenzone übertreten und umgekehrt, und so ergiebt sich schon daraus die Unmöglichkeit einzelner Zonen als individuelle Bildungen aus dem Gesamtkomplex des Plasmagerüstes herauszuheben. Besondere Beachtung verdienen hierbei die Verschiebungen des Hyaloplasmas. Bekannt sind die bedeutenden Breiteschwankungen, die man an der hyalinen Randzone lebender Zellen im Verlauf ihrer amöboiden Bewegungen zu verfolgen vermag. Es handelt sich dabei um ein Zu- und Abströmen von Hyaloplasma in den peripherischen Zonen der Zellen.

Polymorphie des Protoplasmas.

So wenig befriedigend nun auch unsere Kenntnisse der Protoplasmastrukturen des Zellleibes bisher sein mögen, das eine Resultat dürfen wir als feststehend betrachten. Eine einheitliche Struktur aller Zellen giebt es nicht, die Protoplasmastruktur ist polymorph und nicht nur in allen Zellarten verschieden, sondern auch in ein und derselben Zelle grossem Wechsel unterworfen; das ist das Hauptresultat all der vielen Untersuchungen, die auf diesen Punkt gerichtet worden sind. Das strukturlose Klümpchen, wie Max Schultze es beschrieb, ist allmählich als ein höchst kompliziertes Gebilde von grösster Mannigfaltigkeit erkannt worden und jedes Bemühen nur ein einziges Strukturprinzip festzustellen, muss als endgültig gescheitert angesehen werden. Deshalb haben auch nur diejenigen Bestrebungen auf einen endgültigen Erfolg zu hoffen, welche die unendliche Mannigfaltigkeit der Protoplasmastruktur vorurteilslos anerkennend, alle einigermassen verbürgten Strukturprinzipe in verständiger Weise zu kombinieren verstehen. Dieses mit Freuden zu begreifende Resultat ist in erster Linie unseren feineren modernen Fixierungs- und Färbemethoden zu verdanken.

Das lebende Protoplasma.

Immerhin liegt es auf der Hand, dass wir uns bei der Betrachtung und Beurteilung der Protoplasmastrukturen zur Kontrolle an die Bilder zu halten haben, welche uns das Mikroskop von dem lebendigen Zellleib bietet, aber auch gerade die lebenden Objekte zeigen Polymorphie des Protoplasmas in verblüffender Weise.

In jüngster Zeit ist es wieder M. Heidenhain gewesen, der hierüber sehr genaue Beobachtungen angestellt hat, die ich zu kontrollieren vielfach Gelegenheit hatte und die ich ihrer grundlegenden Bedeutung wegen hier in der Hauptsache wiedergebe. M. Heidenhain untersuchte nämlich mit besten optischen Linsen die seit lange als vorzügliche Protoplasmaobjekte bekannten Haare der Blütenknospen des Kürbis und giebt davon folgende sehr lebendige und treue Beschreibung:

Der Cellulosewand anliegend findet sich ein Primordialschlauch, dessen Inhalt der Hauptmasse nach aus nicht organisierter Flüssigkeit besteht. Der Binnenraum wird durchzogen von Protoplasmasträngen, denen der Kern eingelagert ist. Beides ist ohne weiteres sehr deutlich zu sehen. Spezielle Anordnung und Lage des Kerns wie die Protoplasmamassen variiert ausserordentlich. Besonders häufig ist eine Anordnung, wonach der Kern in der Achse der röhrenförmigen, lang gestreckten Zelle liegt, so zwar dass er einem axialen, derben Protoplasmastrang eingebettet ist, welcher die Zelle längelang durchzieht. Dieser

axiale Protoplasmastrang ist der Regel nach dicker als alle anderen Plasmastränge der Zelle; der Kern liegt gewöhnlich nicht in seiner Mitte, sondern dem einen Zellenende bedeutend genähert.

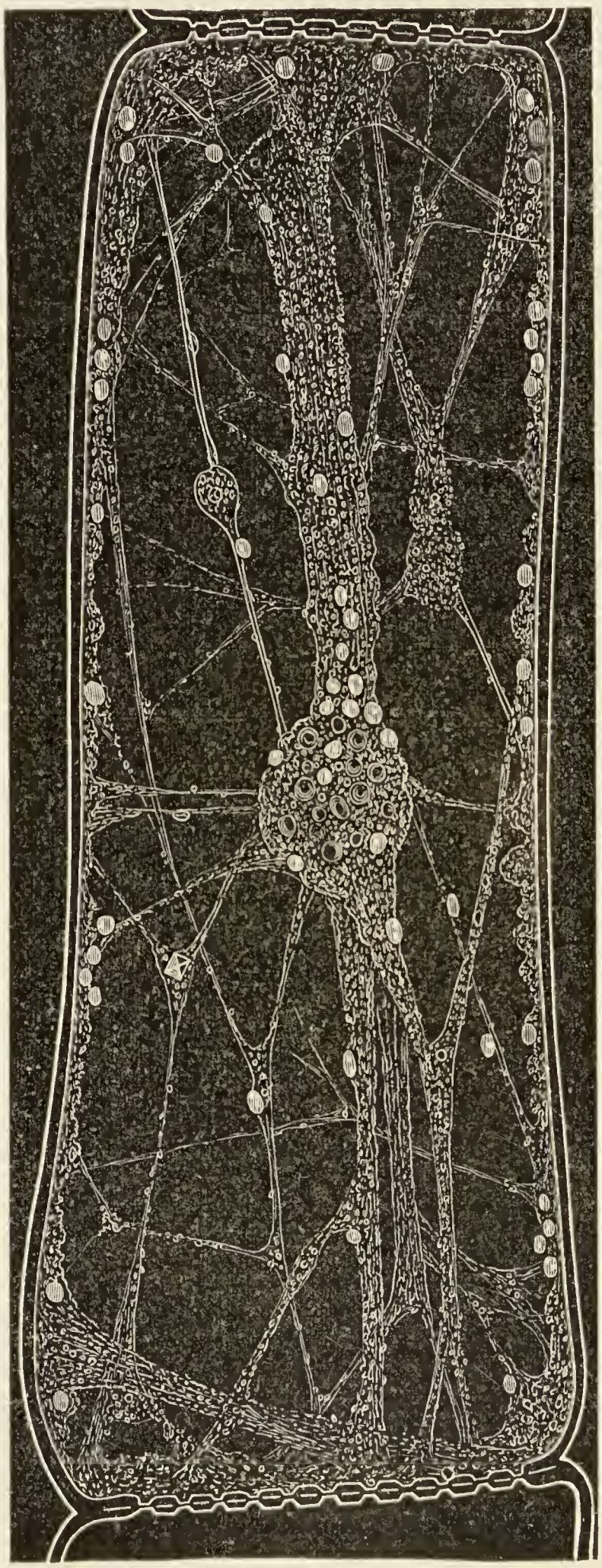


Fig. 2.

Optischer Durchschnitt der lebenden Zelle eines Kürbishaars nach J. Sachs.

Jener axiale Plasmastrang verästelt sich in einer gewissen typischen Weise und zwar spaltet sich seine Hauptmasse nach beiden Zellenden hin in mehrere, meist derbe Streifen, so dass die Teilstränge unter sehr spitzen Winkeln und meist sehr allmählich auseinander fahren.

Um diese typische Formgebung der Zellen zu erhalten, muss man bei der Präparation recht schonend und vorsichtig zu Werke gehen.

Die Form der Plasmastränge sind keineswegs alle auch nur annähernd drehrund, sondern zeigen häufig hautartige, lamellöse Ausbreitungen der plasmatischen Substanz. Ausserdem sind wahre Stränge von den feinsten bis zu den gröbsten sehr häufig. Alle sind straff gespannt und bilden mithin gradlinige Figuren.

An diesen Strängen kann man drei Reihen von Beobachtungen machen: 1. über die sogenannte Körnchenströmung; 2. über Ortsveränderungen (grobe Massenbewegung) des protoplasmatischen Materials; 3. über die innere Struktur der Stränge.

Die sogenannte Körnchenströmung ist von der Ortsbewegung der Protoplasmamassen zu scheiden.

Die Strömung der Körnchen, ihr Fortschreiten in bestimmter

Richtung ist jederzeit einwandsfrei zu konstatieren; wenn wir aber behaupten, dass die Plasmamasse es ist, die in Strömung befindlich sei und dass sie die Körner mitschleppt, so ist dies eine Folgerung, die bei weitem mehr enthält, als dem sinnlichen Eindruck direkt entnommen werden kann. Betrachten wir einen Plasmastrang, der nicht jene leicht kenntlichen groben Massenbewegungen des Plasmas zeigt, welche unter Umständen in wenigen Augenblicken zu einer totalen Veränderung des morphologischen Bildes der Zelle führen können, sondern einige Zeit, fünf Minuten bis eine Viertelstunde, stabil ist, so bekommt man den Eindruck: nicht die Masse des Stranges fliesst vorwärts und trägt die Körnchen mit sich, sondern die Masse des Stranges erscheint ruhend und nur die Körnchen, mitsammt den Chlorophyllkörnern in ihnen bewegen sich.

Wir haben also zweierlei Sorten von Bewegung, die Gleitbewegung der Körnchen und die groben Massenbewegungen des Protoplasmas.

Diese letztere erscheinen in der Weise, dass an den Strängen gröbere und feinere Protoplasmaklumpen entlang gleiten oder es schieben sich umfängliche Plasmaklumpen in der Bahn eines relativ dünnen Stranges vorwärts oder ziehen sich nach einer bestimmten Gegend zurück, oder wir sehen, wie ein feiner Strang vor unseren Augen aus benachbarten Gegenden grosse Massen lebenden Materials aufnimmt, um auf das Vielfache seines Durchmessers anzuschwellen oder wie ein bald grösserer, bald geringerer Teil des gesamten Zellplasmas sich gegen den Kern hin retrahiert. Ferner sehen wir wie zwei parallel laufende Stränge einander sich nähern, um mit einander zu verschmelzen, wie ein erster Strang, der an einer zweiten spitzwinklig inseriert, sich zusammenzieht und eben hierbei seinen Ansatzpunkt an den ersten Strang gleitend entlang wandern lässt. (Wie sich ein verästelter Zweig als Ganzes von einem Ende der Zelle zur Mitte und über die Mitte hinaus wandert, indem seine Ansatzpunkte gleitend weiter schieben, habe ich selbst des öftern beobachten können.)

Diese gröblichen Dislokationen der Protoplasmamasse sind gewiss etwas anderes als jene blossen Körnchenströmungen. Die hier so bezeichneten Massenbewegungen des Protoplasmas können auch in der Weise vor sich gehen, dass sich ein ganzes Strukturkonvolut unter mannigfachen sonstigen inneren Formänderungen kontrahiert und nach einer ganz anderen Zellgegend hin verlagert. Während allen diesen Bewegungen geht die Körnchenströmung weiter fort und es werden mit der Ortsbewegung gröblicher Massen plasmatischen Materials auch die in ihnen enthaltenen Körnchen fortgeschleppt, aber aus der Gleichzeitigkeit solcher Bewegungen geht nicht ihre Identität hervor und demge-

mäss müssen wir streng die groben Materialbewegungen von der Gleitbewegung der Körnchen unterscheiden.

Was die inneren Strukturerscheinungen der Plasmastränge angeht, so sind diese manchmal nicht bemerklich, manchmal aber derartig in die Augen springend, dass sogleich beim ersten Anblick der Beobachter in das höchste Erstaunen versetzt wird. Die Veränderungen der inneren Struktur sind gewöhnlich lebhafte, manchmal aber auch träger, so dass sie scheinbar stabil erscheinen können. Zuweilen erscheint die Struktur geradezu starr und fest.

Zuweilen erscheinen die Plasmastränge bald mehr bald weniger deutlich fibrilliert. Diese Fibrillierung ist bald nur angedeutet, bald sehr stark ausgesprochen. Da die vorliegende Sorte von Protoplasma zu dem sogenannten indifferenten Plasma gehört, d. h. nicht irgend einer spezifischen Funktion angepasst ist und der Zellleib nicht in irgend einem mechanischen Verhältnis zur Architektur der Gewebe steht, so ist seine Untersuchung von allgemeinerem Interesse.

Was zunächst die Fibrillierung angeht, so beobachtet man an einem Strang von mässiger Dicke, wie sich der grösste Teil seiner Masse nach der Mitte hin zusammenzieht, wobei eine schöne abgerundete Plasmakugel sich bildet. Eine solche Plasmakugel zeigt im optischen Durchschnitt eine centrale, stark ausgesprochene Häufung der Körnchen und an der Peripherie eine mit in die Tiefe hinabreichende Radiärstreifung, welche ohne weiteres durch schmale, dicht stehende Alveoli bedingt erscheint. An der Oberfläche der Kugel sieht man die Querschnitte der Alveoli als Netz.

Dies scheint ein indirekter Nachweis der Schaumstruktur der Plasmastränge, denn es würde doch die vor unseren Augen sich bildende Kugel keine Schaumstruktur zeigen, wenn nicht der Strang, aus dem sie hervorging, eine solche schon zuvor besessen hätte; da aber an jener nur neben einander gelagerte Fibrillen zu sehen waren, so müssen diese in erster Linie als die optischen Längsschnitte parallel laufender Schaumlamellen erklärt werden.

Dieses Phänomen der Erzeugung radiärstreifiger Plasmakugeln durch Kontraktion parallelfaseriger Stränge kommt in noch viel grösserem Massstabe vor, nämlich im Fall, wo das gesamte Zellplasma sich gegen den Kern hin zusammenzieht, um dort ihm auf- oder ansitzend einen sphärenartigen Körper zu bilden. Auch diese Metamorphose kann innerhalb wenigen Minuten begonnen und vollendet werden; eben dasselbe Material das kurz vorher noch fibrillierte Stränge bildete, findet man in der Nachbarschaft des Kerns unter dem Bilde eines grossen rundlichen Klumpens wieder vor, der eine gar nicht zu verkennende Schaumstruktur besitzt und dabei in seinen peripheren Teilen radiär-

streifig ist. Erhascht man den ersten Beginn einer derartigen Veränderung, so sieht man, dass es offenbar immer jeweils die Bindenschichten der fibrillierten Stränge sind, welche ein auf der inzwischen noch intakten Unterlage zusammenziehen und gegen den Kern hin wandern. Ist dann eine erste Schicht von dem Strang so zu sagen heruntergestreift und gegen den Kern hin abgeschoben worden, so folgt eine zweite Schicht in derselben Weise nach, und das geht so fort, bis von dem vorher ungleichen Strange nur ein feines Fädchen übrig ist. Aus diesem ganz unmittelbaren Übergang der schaumigen Struktur aus dem anscheinend fibrillierten Material kann man doch nur den Schluss ziehen, dass hinter dem Anschein des rein fibrillären Zustandes sich eine Schaumstruktur verbirgt. Dieselben Alveolen, die man in dem kontrahierten plasmatischen Material sieht, waren eben schon vorhanden, nur waren die sie trennenden Schaumlamellen im Anfang parallel zur Achse des Plasmastranges lang ausgezogen.

Man kann die alveoläre Struktur auch direkt beobachten, aber nur an der plasmatischen Wandschicht der Zelle und zwar bei der Betrachtung in der Aufsicht, während sie nicht in den fibrillierten Strängen einwandsfrei zu sehen ist. Hier sieht man einmal parallel laufende Streifen und ausserdem die queren Verbindungsbrücken, ferner beim Heben und Senken des Tubus die Stabilität des mikroskopischen Bildes, wie dies bei reiner fibrillärer oder netziger Anordnung nicht der Fall sein könnte. Die Grenzschicht der Zellen zeigt einen mehr unregelmässig alveolären Bau.

Innerhalb dieser Schaumstruktur finden sich weitere fibrilläre Bildungen. Jene Schaumstruktur ist in optischer Hinsicht keineswegs stets das Gleiche, sondern zeigt ein sehr unterschiedliches Aussehen. Diese Unterschiede hängen ab von inneren Veränderungen des plasmatischen Materials. Soweit sich diese wunderbaren Vorgänge verfolgen lassen, sind es folgende. Zunächst sieht man in gleicher Stromesrichtung mit den Körnchen dunkle Stäbchen von wechselnder Länge in dem plasmatischen Wandbelag entlang gleiten. Sie sind bald kurze bald lang gestreckte Gebilde, etwa wie Leptothrixfäden. Ihr Material sieht genau so aus wie plasmatische Substanz. Sie sind leicht biegsam und, wenn irgend ein unsichtbares Hindernis entgegentritt, werden sie mit Geschwindigkeit durchgebogen, wie ein Körper mit geringer innerer Widerstandsfähigkeit. Sie schwimmen mit Vorliebe geradewegs in den Plasmalamellen entlang, doch können sie von einer Lamelle in die andere übertreten. Grössere Fäden zerstückeln sich ganz nach Belieben in mehrere kleinere, so zerbrechlich sind sie. Doch trifft man sie auch in ruhendem Zustande an. Es sind also in die Schaumlamellen Stücke plasmatischer Fibrillen eingelagert, und diese in sich beweglichen Massen

können jederzeit in einen Zustand grösserer Stabilität übergehen, indem die lebendigen Teilchen mit einander in Verbindung treten. Dadurch ist offenbar die histologische Fibrillenbildung bereits gegeben, nur dass man die Fibrille als solche erst dann erkennt, wenn sie wegen einer neueinsetzenden Umgestaltung der inneren Organisation als physiologisch überflüssig ausgemerzt wird und in Stücke zerbricht, worauf die Trümer in die Körnchenströmung gelegentlich hineingeraten. Diese Vorstellungen entsprechen den Isotagmentheorie W. Engelmanns.

Wir lassen nun, so schliesst M. Heidenhain, alles beiseite wo wir im Urteil nicht ganz sicher sind, und betrachten nur eine gewisse Sorte von Bewegungsvorgängen, welche nicht nur vollkommen geordnet sind, sondern auch sicherlich aktiver Natur sind. Das zu besprechende Faktum ist merkwürdig genug. Es laufen nämlich über jene anscheinenden Fibrillen, welche in erster Linie als parallel gestellte Schaumlamellen angesehen werden müssen, Wellenberge hinweg, die sich gerade so ausnehmen, wie langsam ablaufende Seilwellen. Mithin sieht man in der Lamelle an einer Stelle eine Verkrümmung auftreten und diese läuft etwa mit derselben Geschwindigkeit, welche die strömenden Körnchen gewöhnlich inne zu halten pflegen, in der Lamelle entlang. Die Phänomene beobachtet man vereinzelt hie und da, teils auch findet man, allerdings seltener, Plasmastränge, wo jene Seilwellen vor unseren Augen in massenhafter Weise entstehen und unablässig hinter einander folgen.

Eines ist vollkommen klar, dass nämlich in diesem angeblich flüssigen Protoplasma bestimmte Erregungsvorgänge, von irgend woher ihren Ausgang nehmend, sich in ganz bestimmte Bahnen fortpflanzen. Etwas Ähnliches würde in einer Flüssigkeit nie geschehen können. Die örtliche in Wanderung begriffene Verkrümmung der Fibrillen oder Schaumlamellen hält M. Heidenhain für den Ausdruck einer örtlichen ungleichartigen Kontraktion. Denn es ist klar, dass, wenn die Lamelle sich auf der einen Seite stärker kontrahiert als auf der anderen, eine Verkrümmung statthaben muss. Diese auf Kontraktilität beruhende Wellenbewegung wird man auch für die Ursache der Gleitbewegung der Körnchen sowie der Chlorophyllkörner und Fibrillenabschnitte halten müssen.

Verschiedenheit der Form und Grösse des Zellleibes.

Wenn es bis jetzt noch nicht möglich ist, die durchgreifenden Unterschiede, welche die lebende Substanz des Zellleibes der verschiedenen Zellarten sicherlich besitzen müssen, analysierend aufzudecken und ihre stofflichen und strukturellen Unterschiede zu demonstrieren, so lässt

sich doch leicht darthun, dass die einzelnen Zellkörper der äusseren Form und Grösse doch sehr bedeutende, quantitative Unterschiede zeigen. Als Grundform der freilebenden jungen Zelle ist die Kugel anzusehen, deren Durchmesser in jeder Richtung gleich ist. Die Zellen können aber auch mehr oder weniger abgeplattet sein, oder es können von ihr nach verschiedenen Richtungen Fortsätze ausgehen, so dass daraus eine Sternform resultiert. Diese Fortsätze zeigen aber häufig eine reich ausgebildete Verästelung. Durch gegenseitigen Druck können die ursprünglich kugeligen Zellen polyedrische oder kubische Gestalt annehmen und, wenn sie höher als breit werden, cylindrische Körper darstellen, die wiederum in konische oder spindelförmige Gebilde

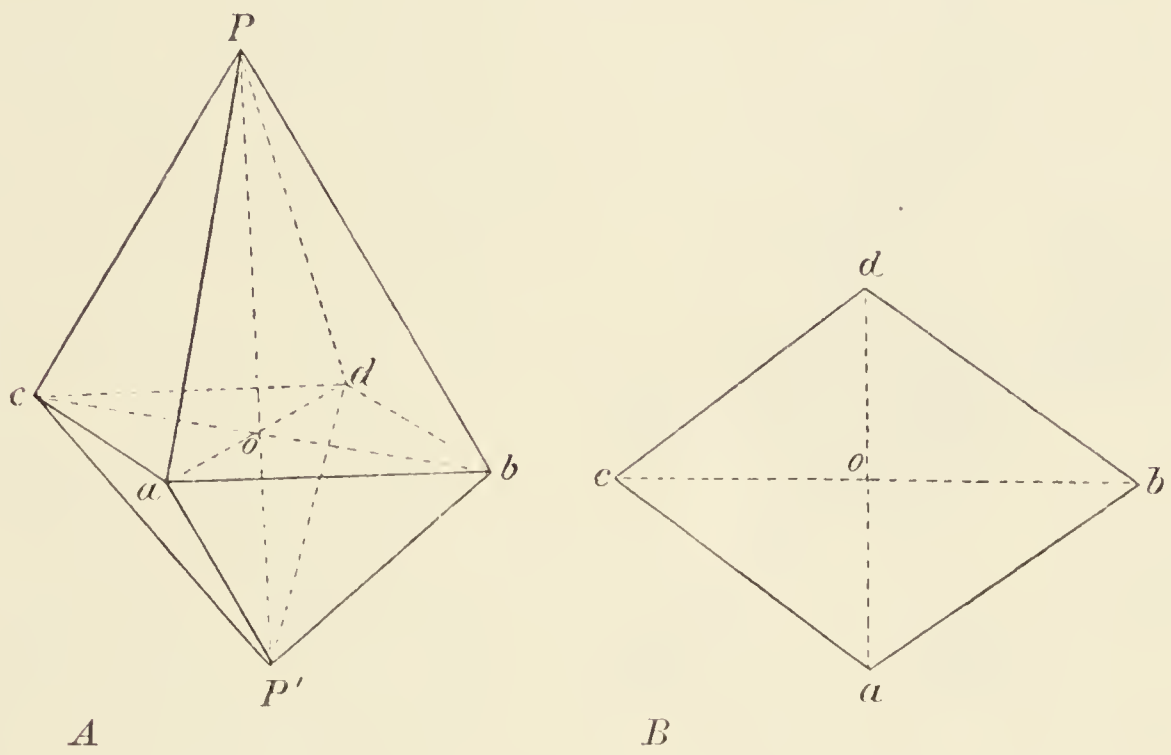


Fig. 3.

A Stereometrische Grundform der Zelle, nach Rabl. *PP'* ungleichpolige Hauptachse, *ad* und *cb* Nebenachsen. *B* Grundfläche der rhombischen Doppelpyramide mit den beiden gleichpoligen aber untereinander verschiedenen Nebenachsen, nach Rabl.

übergehen können. Sehr lang ausgezogene Zellen bezeichnet man als faserförmig. Rabl, welcher die Zelle als einen bilateral symmetrischen, polardifferenzierten Organismus ansieht, unterscheidet an ihr drei aufeinander senkrecht stehende Achsen; die Hauptachse, welche die freie Seite mit der basalen verbindet, ist ungleichpolig, die beiden Nebenachsen sollen nach ihm gleichpolig sein. Er sieht als stereometrische Grundform eine rhombische Doppelpyramide mit heteropoler Hauptachse an, welche er sich aus zwei einfachen rhombischen Pyramiden von gleicher Grundfläche, aber von verschiedener Höhe zusammengesetzt denkt. Obenstehende Fig. 3 möge zur Erläuterung dienen. *PP'* ist die ungleichpolige Hauptachse. Die durch die rhombische Grundfläche *abdc* gezogenen Nebenachsen sind zwar gleichpolig aber unter einander ver-

schieden. Wesentlich und unveränderlich sind von diesen Eigenschaften der Zellengrundform nur die Ungleichpoligkeit der Hauptachse und die Gleichpoligkeit der Nebenachsen. Die gegenseitige Länge der Achsen kann eine sehr verschiedene sein. In einer cylindrischen Zelle übertrifft die Hauptachse mehr oder weniger beträchtlich die Nebenachsen, während in einer platten Zelle die Nebenachsen viel länger sind als die Hauptachse. Die Zelle kann aber auch in der Richtung einer der beiden Nebenachsen mehr oder weniger stark in die Länge wachsen. Nach Rabl liegt dies feste Achsenverhältnis der Differenzierung der Zelle zu Grunde. So sollen die Muskel- und Bindegewebs-Fibrillen die Richtung einer oder beider Nebenachsen entsprechen, während im Gegensatz hierzu die Differenzierung beim Nervengewebe in der Richtung der Hauptachsen vor sich geht. Wenn sich eine ursprünglich epitheliale Zelle des Medullarrohrs zu einer Nervenzelle umbildet, so wächst sie an der basalen Seite zu einem langen Achsencylinderfortsatz aus, während sie sonst und Protoplasmafortsätze treibt. Die Zellen wachsen also in der Richtung der Hauptachse in die Länge. Es braucht aber der längste Durchmesser durchaus nicht die Hauptachse zu sein, vielmehr kann eine Nebenachse die Hauptachse an Länge sehr bedeutend übertreffen.

Auch die Grösse der Zellen ist ausserordentlich verschieden. So beträgt die Grösse des Durchmessers der weissen Blutkörperchen beim Menschen 4 bis 14 μ, während die Zellen der Linse mehrere Millimeter lang sind und viele Ei- und Nervenzellen bei einem Durchmesser von 100 μ mit unbewaffnetem Auge gesehen werden können, ja die Fortsätze der Nervenzellen, die wir als Nervenfasern bezeichnen, können sogar über einen Meter lang sein, indem sie vom Rückenmark bis in die Fussspitze reichen. Auch die vielkernigen, quergestreiften Muskelzellen messen beim Menschen bis über 13 cm.

Zelleinschlüsse und Zellwände.

Die Verschiedenheit des Baues der Zellkörper wird vielfach bedingt durch die Zelleinschlüsse, die wir in ihm zum Teil als wohl unterscheidbare Stoffe abgelagert finden. Sie liegen im Zellkörper, von dem sie gebildet sind, in grösseren oder kleineren Lücken der protoplasmatischen Grundsubstanz, welche durch Verdrängung beim Wachsen die Einschlüsse entstanden sind. Die so entstandenen Alveolen dürfen nicht mit jener früher beschriebenen Struktur des lebenden Protoplasmas verwechselt werden. Die Natur derartiger Zelleinschlüsse kann sehr verschieden sein, sie stellen zum grossen Teil Reserve- oder Sekretstoffe dar. Zu letzterem gehören Stärke, Glykogen, Schleim- und Fetttröpfchen. Zu ersteren Eiweisskrystalloide, Pigmentkörner und Dotter-

körner. Diese Einschlüsse sind demnach meistens keine dauernden Substanzen, sondern unterliegen bedeutendem Wechsel, indem sie je nach dem Bedürfnis der Zelle oder der Organe bald reichlich produziert und aufgespeichert, bald verbraucht und ausgeschieden werden. Doch sind wir uns im einzelnen über die Natur dieser Einschlüsse noch keineswegs völlig klar. Namentlich jene Dinge, die man bei den Pflanzen als Trophoblasten bezeichnet, sind in den tierischen Zellen, wo sie ebenfalls vorkommen, noch nicht hinreichend untersucht. In gewissen Pigmentzellen vom gefleckten Salamander konnte ich nachweisen, dass sich die kugeligen, scharf gefärbten Pigmentkörner aus krystalloiden Vorstufen entwickeln. Doch ist das keineswegs bei allen Pigmentzellen der Fall. Ein derartiges Entwickelungsbild einer Pigmentzelle stellt Fig. 4 dar. Es ist dies ein Chromatophor aus dem Bauchfell einer Salamanderlarve. In der Nähe des Kerns befinden sich ausgebildete, „reife“ Pigmentkörner, die ganz kugelig sind, in den Ausläufern finden sich alle möglichen Übergänge von farblosen, krystallischen Schollen zu intensiv gefärbten Schollen, die hier dunkel gezeichnet sind und diese verkleinern sich dann allmählich zu kugeligen Pigmentkörnern. Andere Pigmentkörner entwickeln sich anders, nämlich aus ganz kleinen farblosen Körnern. Im Hungerzustande verschwinden die Pigmentkörner mehr und mehr. Fett- und Schleimkörner tauchen vielfach zuerst als ganz kleine, kaum sichtbare Punkte im Zellleib auf, so dass sie zunächst nicht von feinsten Granulis oder Plasmosomen zu unterscheiden sind. Daher kommt es, dass wir über die Art ihrer Bildung und ihre Beziehung zum Protoplasma noch ganz im Unklaren sind.

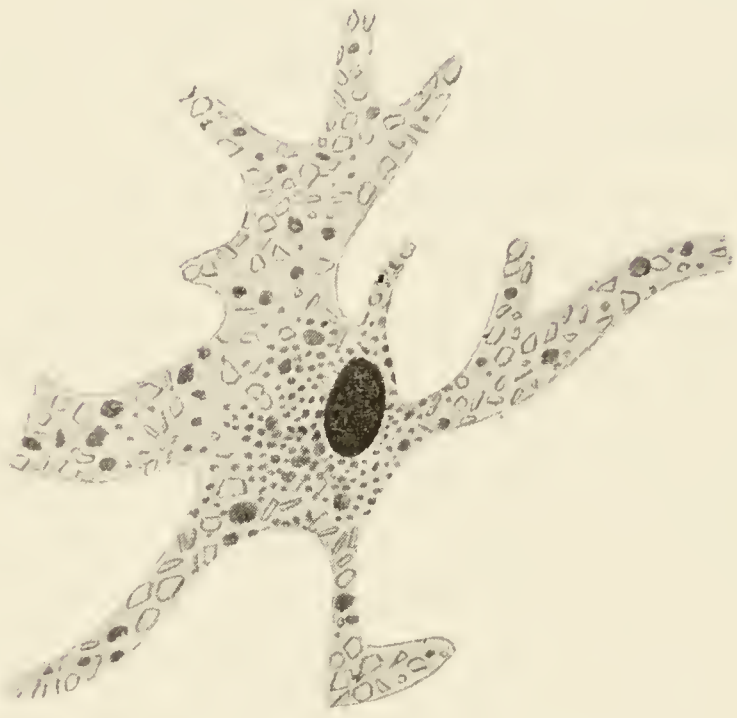


Fig. 4.

Pigmentzelle aus dem Bauchfell der Salamanderlarve mit verschiedenen Entwickelungsstadien der Pigmentkörner aus krystalloiden Vorstufen.

Ausser der Menge und Form dieser Zelleinschlüsse ist für das Aussehen der Zelle charakteristisch ob der Zellleib überwiegend protoplasmatisch ist und, wie wir uns ausdrücken, einen nackten Zellkörper darstellt, oder ob derselbe eine mehr oder weniger dicke Wand besitzt und in eine Zellzwischensubstanz eingebettet ist.

Zu der ersteren Art gehören ausser den Amöben namentlich die

weissen Blutkörperchen oder Leukocyten der Wirbeltiere, ferner die Rhizopoden und die Schleimpilze. Sie bestehen also aus nacktem, nur mit einer Hautschicht versehenen Protoplasma. Als klassisches Untersuchungsobjekt haben von jeher die Amöben gedient. Sie besitzen eine hyaline Hautschicht und körniges Plasma und sind imstande kurze fingerförmige Fortsätze, „Pseudopodien“ auszustrecken und wieder einzuziehen, wodurch sie sich auf ihrer Unterlage kriechend fortschieben, einen Vorgang den man bekanntlich als „amöboide Bewegung“ bezeichnet. Auf ähnliche Weise bewegen sich die Leukocyten, Lymphzellen oder weissen Blutkörperchen. Diese stellen, frisch dem Blut des lebenden Tieres entnommen, meist rundliche Gebilde dar. Nach einiger Zeit bemerkt man aber an ihnen ein Ausstrecken pseudopodienartiger Fortsätze, welche entweder kleine Fremdkörper umfliessen und diese so in ihre Zellkörper aufnehmen oder wie die Amöben Lokomotionen ausführen, worüber weiter unten Näheres ausgeführt werden wird.

Die Schleimpilze (Myxomyceten) und Rhizopoden stellen eine dünne Protoplasmaschicht, ein Plasmodium dar, dessen Randpartie ein aus feinsten protoplasmatischen Fäden zusammengesetztes Netzwerk bildet, während in dickeren Netzbalken sich wieder eine homogene Hautschicht von einer körnigen Innenmasse unterscheiden lässt. Da der protoplasmatische Leib häufig noch feinste Protoplasmafäden strahlenförmig nach allen Richtungen in die umgebende Flüssigkeit aussendet, so entsteht bei diesen Zellen ein kompliziertes Bild.

Bei den meisten pflanzlichen Zellen findet man bekanntlich eine besondere Cellulosewand, bei tierischen Zellen lässt sich mit dieser Form nur die Knorpelzelle vergleichen, deren Zellen von einer Kapsel eingeschlossen in der Knorpelgrundsubstanz liegen. Bei den Pflanzen ähneln die in den Vegetationspunkten liegenden sehr kleinen Zellen, die nur von einer ganz dünnen Cellulosewand umgeben und deren Binnenraum vom Zellleib mit Kern- und Chlorophyllkörnern vollständig ausgefüllt wird, den tierischen Zellen ausserordentlich, während bei den älteren Pflanzenzellen, die Cellulosewand beträchtlich verdickt ist und der Binnenraum beträchtliche Mengen Flüssigkeit, in der Salze, Zucker und Eiweissstoffe gelöst sind, enthält. Auf diese Weise entstehen oft sehr grosse Zellen, in denen der Zellsaft den weitaus grössten Teil einnimmt, während das Protoplasma nur um den Kern herum eine grössere Anhäufung bildet, von der aus Protoplasmastränge den Zellraum durchsetzen, um sich an der inneren Fläche der Cellulosewand mit einer zusammenhängenden Protoplamaschicht, dem sogenannten Primordialschlauch zu verbinden, welcher, wie eine Tapete die Zimmerwand, die Innenfläche überzieht und manchmal sogar nur einen grossen Luftraum umgiebt. Zuweilen wird in grossen Zellen dieser protoplasmatische

Wandbelag so dünn, dass man ihn nur vermittelst besonderer Methoden nachweisen kann. Eine derartige grössere Vakuolisierung ist bei den tierischen Zellen eine Ausnahme, z. B. in den Chordazellen, aber wie schon oben bemerkt, wird das tierische Protoplasma oft ebenfalls fein vakuolisiert durch flüssige oder feste Einschlüsse. Tierische Eizellen können durch Anhäufung solcher Einschlüsse eine auffallende Grösse erlangen, wobei das eigentliche Protoplasma sehr an Masse zurücktritt. Stellt doch das Hühnerei eine riesige Zelle dar, während nur das Keimbläschen protoplasmatischer Natur ist. Ähnlich verhalten sich die Fettzellen. Durch Zusammenfliessen der kleinen Fetttröpfchen bildet sich ein grosser Fetttropfen, der das Protoplasma der Zelle nebst Kern ganz an die Wand drängt, wodurch wir im optischen Durchschnitt die Gestalt eines Siegelringes erhalten. Der peripherische Rest des Protoplasmas ist oft fälschlich in diesem Fall als Zellmembran gedeutet worden, während er thatsächlich nur den gesamten, durch die Fettansammlung zusammengedrängten protoplasmatischen Rest des Zellleibes darstellt.

Der Zellkern.

Der zweite wesentliche Bestandteil einer jeden Zelle ist der Zellkern, Nucleus. Einmal hat man jetzt an sehr vielen einfachen Lebensformen, die man früher für kernlos hielt und die Haeckel zu den „Moneren“ rechnete, Kerne entdeckt, sodann hat man mit den neuen Methoden an den Spaltalgen und sogar den Bakterien, den niedrigsten Lebewesen, die wir kennen, kernhaltige Binnenkörper, welche sich von der sie umhüllenden Leibessubstanz differenzieren lassen, nachgewiesen. Hierdurch ist es sehr wahrscheinlich geworden, dass keinem Lebewesen der Kern regelrecht fehlen kann. Auch das Experiment unterstützt diese Erfahrung durchaus. Zerschneidet man lebende einzellige Tiere, so zeigen sich die kernlosen Protoplasmastücke ausnahmslos als nicht lebensfähig, auch freie Kerne gehen zu Grunde, so dass man berechtigt ist zu sagen, nur der Kern + dem Protoplasma stellt zusammen eine lebensfähige Einheit dar, während diese beiden Bestandteile der Zelle für sich nicht existenzfähig sind. An dieser allgemeingültigen Wahrheit ändert die Thatsache nichts, dass gewisse Zellen bei fortschreitender Differenzierung ihren Kern verlieren und so ausnahmsweise kernlose Zellen darstellen. Das bekannteste derartige Beispiel sind die kernlosen roten Blutkörperchen der Säugetiere. Dieselben sind aufzufassen als Zellen, welche sich einer ganz bestimmten Funktion angepasst haben. Sie haben die Fähigkeit verloren sich selbständig zu vermehren. Sie werden stets gebildet aus kernhaltigen Zellen (Erythrocyten), die sich umformen und ihren Kern verlieren, sei es durch direkte

Ausstossung oder durch Schwund. Auf alle Fälle stellen sie keine Elementarorganismen im strengen Sinne mehr dar, sondern sie müssen als reduzierte Zellbildungen aufgefasst werden.

Form der Zellkerne.

Als bald nach der Entdeckung des Zellkerns als konstantes Organ der Zellen durch Robert Brown (1833) Schleiden und Schwann ihn zum Ausgangspunkt ihrer Zellbildungstheorie genommen hatten, wurde er zunächst als Bläschen in der Zelle angesehen. Mit der fortschreitenden Erkenntnis, dass nicht die Form sondern die Substanz der Zelle die Hauptsache sei, trat auch die Bedeutung der Bläschenform des Kerns zurück und die Kernsubstanz erregte mehr und mehr das Interesse der Forscher. Der Kern stellt in den meisten Zellen einen in der Mitte oder mehr excentrisch gelegenen, kugeligen oder ovalen Körper dar, der schon vielfach an den lebenden Zellen ohne weitere Behandlung als heller, matt konturierter Fleck erkennbar ist. Bei vielen Zellen wird der Kern aber erst durch Zusatz von schwachen Säuren, durch die dann eintretende Gerinnung der Kernsubstanz, wahrnehmbar. Die Form der Kerne ist in den verschiedenen Tierklassen sehr verschieden. Von der Hufeisenform der Kerne der Infusorien bis zu dem vielfach gewundenen Strang der Vorticellen und den reich verästelten Kernen der Drüsenzellen bei den Insekten finden sich mancherlei Übergänge. In den Leukocyten finden wir häufig polymorphe oder fragmentierte Kerne. Es sind dies Kerne, welche in mehrere Stücke geteilt sind, welche aber durch ganz schmale Verbindungsbrücken mit einander im Zusammenhang stehen, wodurch die Täuschung hervorgerufen wird, dass es sich um vielkernige Zellen handle. Merkwürdig sind die sogenannten Loch- oder Ringkerne, welche man in der Milz und im Fettgewebe, und welche zuerst von W. Flemming in der Blase eines Salamanders gefunden wurden, vielfach beobachten kann. Schon der Name deutet an, dass hier die Kernsubstanz in der Mitte lochartig durchbrochen erscheint. Mir ist es gelungen dieselben bei Ratten experimentel zu erzeugen. Chloroformiert man diese Tiere zu Tode und eröffnet man die Bauchhöhle, so dass das Mesenterium mit der Luft in Berührung kommt, oder spritzt man in die Bauchhöhle physiologische Kochsalzlösung von einer Temperatur, die höher oder niedriger ist als die Bluttemperatur, ein, so zeigen sich nach einigen Stunden unter den Endothelien und den Leukocyten, sowie den Fettzellen zahlreiche derartige Ringkerne, die sich teilweise in zwei oder mehr Teile zerlegen. Bei Färbung mit Methylenblau und Fixierung mit pikrinsaurem Kali färbt sich im Loch des Kerns selbst oder an einer Seite des Kerns ein runder Körper leuchtend gelb, den ich für

die veränderte Sphäre halte, die durch die Behandlung in Reizzustand versetzt die Lochform des Kerns erzeugt. Später konnte Meves Ähnliches an dem grossen Kern des Salamanders mit grösserer Deutlichkeit nachweisen. Vielfach kommen auch gelappte und eingekerbte Kernformen vor, die höchstwahrscheinlich amöboide Bewegungsform darstellen. Im allgemeinen entspricht die Grösse des Kerns derjenigen des Zellenleibes. Demnach haben kleine Zellen kleine, grosse Zellen grosse Kerne. So finden sich in den unreifen Eizellen, entsprechend ihrer Grösse oft Kerne von ausserordentlichem Umfang. So kann man bei Fischen, Amphibien und Reptilien die Kerne der unreifen Eier bereits mit unbewaffnetem Auge sehen und mit der Nadel herauspräparieren. Bei den reifen befruchtungsfähigen Eier dagegen ist die Grösse des Kerns auf ein Minimum reduziert. Im allgemeinen sind bei Säugetieren die Kerne der Gewebszellen, entsprechend der nur geringen Dimension der Zellen, sehr klein, doch zeigen die grösseren Ganglienzellen einen auffallend grossen bläschenförmigen Kern; auch die Kerne gewisser Riesenzellen des Knochenmarks haben bedeutenden Umfang. In der Regel besitzt jede Zelle nur einen Kern, doch finden wir häufig Ausnahmen. So zeigen die Leberzellen sehr häufig zwei und mehr Kerne. Auch viele Riesenzellen des Knochenmarks, der embryonalen Leber und der Milz mancher Tiere zeigen neben den gelappten und fragmentierten Formen oft bis hundert rundliche oder ovale Kerne. Ganz besonders typische Beispiele vielkerniger Zellen stellen die quergestreiften Muskelfasern dar. Viele niedere Pflanzen zeichnen sich ebenfalls durch Vielkernigkeit aus.

Struktur und Substanz des Zellkerns.

Seit der Entdeckung Gerlachs, dass die durch Einwirkung von Reagentien (Alkohol, Säuren) zur Gerinnung gebrachten Kernsubstanzen, im Gegensatz zu der Substanz des Zellenleibes aus Farbstofflösungen, wie Karmin, Hämatoxylin und Anilinfarben den Farbstoff begierig in sich aufspeichern, ist diese merkwürdige und bisher noch nicht genügend aufgeklärte Eigenschaft des Kerns von den Mikroskopikern vielfach in ausgiebiger und subtiler Weise benutzt, um denselben morphologisch genauer zu untersuchen. Das Ergebnis der Jahrzehnte hindurch mit grossem Eifer betriebenen Forschungen ist, dass man durch diese Färbungen in den Stand gesetzt wird, ausserordentlich feine Differenzierungen der Kernsubstanz bei sehr starker Vergrösserung zur Anschauung zu bringen. Es stellte sich nämlich heraus, dass gewisse Teile eines den Kern durchziehenden Gerüstes sich intensiv färben lassen. Man bezeichnet nach Flemming diese färbbare Substanz, deren chemische und physikalische Beschaffenheit zunächst noch wenig bekannt

ist, in morphologischem Sinn als Chromatin oder auch als chromatische Substanz. Ähnlich verhalten sich die in den meisten Zellkernen und zwar in der Mehrzahl vorkommenden Kernkörperchen oder Nucleoli. Diese chromatische, aus feinen Körnchen bestehende Substanz ist einem fadenförmigen Teil der Gerüstsubstanz, dem Linin (*λίνον*-Faden) eingelagert, das sich seinerseits nur wenig färbt. In den Maschen dieser fadigen Kerngerüstsubstanz liegt als Hauptmasse des Kerns eine Masse, welche für gewöhnlich farblos bleibt und die man nach Hertwig als Kernsaft, nach Flemming als Zwischensubstanz des Kerns benennt. Eine genaue chemische Analyse dieser verschiedenen Substanzen steht noch aus. Nur ist so viel gewiss, dass sie sich den Säuren, Alkalien und Salzen gegenüber verschieden verhalten. Das Nuclein (Miescher) scheint besonders in der chromatischen Substanz enthalten zu sein, es soll nach Kossel aus freier Nucleinsäure oder aus einer Verbindung eines Eiweisskörpers mit Nucleinsäure bestehen. Letztere stellt einen organischen, phosphorsäurehaltigen Atomkomplex dar. Einige Autoren bezeichnen das Chromatin auch direkt als Nuclein. Im allgemeinen verhält sich das Chromatin den Farbstoffen gegenüber als ein schwach alkalischer Körper. So zeigt die Kernfärbung aus neutralen Farbstofflösungen denselben Farbenton, welche der betreffende Farbstoff beim Zusatz geringer Mengen eines basisch reagierenden Stoffes annimmt. Das rote Alaunkarmin bekommt einen Lilafarbton, das violette Hämatoxylin wird blau u. s. w. und dementsprechend wird in neutralen Lösungen von Alaunkarmin der Zellkern lila, in Hämatoxylin blau. Die Kernkörperchen unterscheiden sich dadurch von der übrigen chromatischen Substanz, dass sie in destilliertem Wasser und stark verdünnten alkalischen Lösungeu deutlich erkennbar bleiben, während das Chromatin quillt und dadurch mehr oder weniger unsichtbar wird. Ähnlich wirkt Osmiumsäure, indem auch durch dieses Reagenz die chromatische Substanz erblasst, während die Nucleolen stärker lichtbrechend werden und dadurch sich von der übrigen Kernsubstanz deutlich abheben. Umgekehrt macht verdünnte Essigsäure das Chromatin stärker lichtbrechend, während die Nucleolen durch Aufquellung mehr durchsichtig werden. Nimmt man durch Wasser die Essigsäure wieder fort, so treten die Nucleolen wieder deutlich hervor, also hat die Essigsäure sie nicht etwa gelöst. Das Chromatin färbt sich namentlich intensiv mit sauren Farblösungen, während dabei die Nucleolen nur wenig Farbe annehmen. Diese färben sich dagegen intensiv mit ammoniakalischen Farbstofflösungen. Ebenso färben sich die Nucleolen gut mit sogenannten Protoplasmafarbstoffen. Man kann demnach sagen, dass die Nucleolen sich mehr wie eine Verdichtung der protoplasmatischen Substanz verhalten, die aber mit einer chromatischen Sub-

stanz durchtränkt erscheint, so dass man an ihnen zwei morphologische Bestandteile unterscheiden kann.

Die eigentliche protoplasmatische Substanz welche die Grundlage der Kerne ausmacht und welche der lebenden Substanz des Zellleibes entspricht, ist das Linin. Das Linin ist schwer färbbar und deshalb erst in neuerer Zeit besser bekannt worden. Es bildet im Kernraum ein

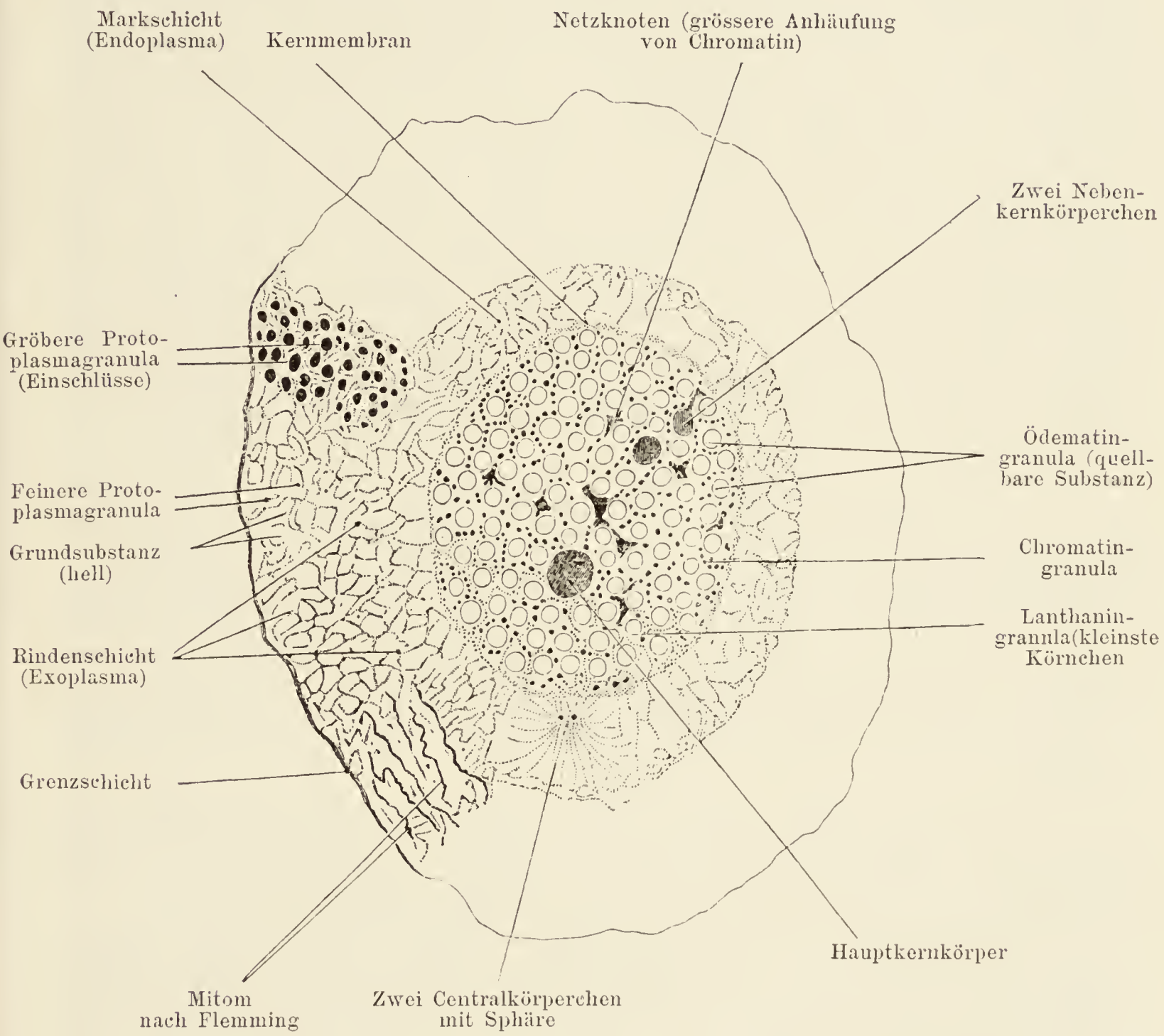


Fig. 5.

Schema des Aufbaues der Zelle, nach Waldeyer und Reinke.

Netz- und Gerüstwerk, welches mit dem Gerüstwerk des Zellleibes durch die Membran des Kernes in direkter Verbindung steht, an die es sich anheftet oder in die es sich fortsetzt. In dieses protoplasmatische Gerüstwerk sind die spezifischen Kernsubstanzen wie das Chromatin in Form feiner Körner, die aber zuweilen oft zu Strängen angeordnet rundliche Verdickungen, sogenannte Netzknoten, zeigen, eingelagert. Wir wissen jetzt durch die Untersuchungen von Flemming, Heidenhain

und mir, dass dies protoplasmatische Liningerüst, allerdings in den verschiedenen Kernsorten in spezifisch verschiedener Weise, ausser jenen grossen, das Chromatin enthaltende Gerüst noch ein ausserordentlich viel feineres Netzwerk, den Kernsaft oder die Zwischensubstanz durchsetzend, bildet, in dem zahlreiche feine, ebenfalls färbbare Körnchen, Mikrosomen, eingelagert sind, die aber nicht dem Chromatin zugerechnet werden dürfen und die sich mit gewissen Farbstoffen, namentlich Rubin, färben. Im Gegensatz zu den Chromatinkörnern bezeichnet M. Heidenhain diese Körner als Lanthanin. In diesen feinsten Maschen liegt, Vakuolen bildend, der eigentliche Kernsaft oder besser die Kernzwischensubstanz. In diesem finden sich noch stark quellbare Substanzen, die ich als „Ödematingranula“ bezeichnet habe. Ob diese sich etwas aus den Lanthaningranula bilden oder ob wir hier eine besondere Substanz vor uns haben, ist mit unseren jetzigen Methoden nicht sicher zu entscheiden. Schliesslich liegt zwischen dem ganzen Gerüstwerk des Kerns nur ganz wenig homogene flüssige Substanz, die man, dem Hyaloplasma oder Zellsaft entsprechend, als Kernsaft zu bezeichnen hätte.

Die Kernmembran, welche dem ruhenden Kern niemals fehlt, verhält sich chemisch vielfach sehr ähnlich der Substanz der Nucleolen, sie steht einerseits mit dem Gerüstwerk des Zellleibes, andererseits mit dem Gerüstwerk des Kernes in unmittelbarer Verbindung und scheint eine Art protoplasmatischer Verdichtungsschicht zu bilden, die dazu bestimmt ist osmotische Vorgänge zu regeln, ohne aber eine vollständige Scheidewand zwischen Kern und Zellenleib zu bilden, wie man früher annahm.

Fassen wir alles, was wir über die Struktur und die Substanzen des Kernes wissen, kurz zusammen, so scheint nach Waldeyer, dessen Darstellung ich hier folgen lasse, das Resultat folgendes zu sein.

Der Kern ist ein bläschenförmiges Gebilde, besteht seiner Hauptmasse nach aus einem sehr feinen und regelmässigen protoplasmatischen Gerüstwerk, welches gegen den Zellleib durch eine Membran mehr oder weniger abgesetzt wird. In diesem protoplasmatischen Gerüstwerk (Linin) liegen zunächst eingeschlossen die Haupt- und Nebenkernkörper, die aus feinen Körnern bestehenden Stränge und Knoten von Chromatin und jene grosse Menge feiner Mikrosome, welche wir als Lanthanin kennen gelernt haben, zwischen diesen wieder als gröbere, aber regelmässig über das ganze Gerüstwerk zerstreut, sehr stark quellbare Körner, die durch ihre Einlagerung dem Gerüst einen pseudowabigen Bau verleihen. Alles, was nicht Nucleoli- und Chromatin-Netze sind, fasst man als Kernzwischensubstanz zusammen, welche vom Kernsaft durchtränkt wird, die sich an einzelnen Stellen auch stärker ansammeln kann. An-

ordnung und Masse aller dieser Substanzen sind in den Kernen der verschiedenen Zellarten verschieden, sodass man darin schon einen Ganglienkern, einen Muskelkern, einen Leukocytenkern, einen Eikern und ein Spermatozoenkern unterscheiden kann. Aber auch in einer und derselben Kernart wird die Substanzmenge und ihre Stuktur bedeutenden Schwankungen unterworfen, je nach dem physiologischen Zustand der Zelle und namentlich während der Zellteilung machen sich derartige Veränderungen des Kerns in sehr auffallender Weise geltend, so dass man auch während dieser Teilung die einzelnen Bestandteile besser verfolgen und analysieren kann, als während der Kernruhe. Wenn man aber alle diese Zustände miteinander vergleicht, so kommt man zu dem hier niedergelegten Resultate. Dabei muss nun bemerkt werden, dass das Chromatin die konstanteste Substanz ist, wenn sie auch während der Ruhe und der Teilung des Kernes durch die Form ihrer Verteilung auf das Kernterrain wesentlich verschieden ist. Bei einer Definition des Kerns ist daher von der wechselnden Form am besten ganz abzusehen und der Schwerpunkt auf die wichtigen Substanzen zu legen, sodass man sagen darf, der Kern ist gegenüber dem Protaplasma der Zelle hauptsächlich durch die eigentlichen Kernsubstanzen, welche von ihm durch die Membranen abgeschlossen werden charakterisiert.

Damit man sich aber ein Bild der verschiedenen Kernformen und Kerncharaktere machen kann, seien hier folgende besonders auffallende Beispiele erwähnt.

An den reifen Samenzellen, die meistens eine zur Selbstbewegung eingerichtete fadenförmige Gestalt haben, befindet sich ein verdicktes oder auch scharf zugespitztes vorderes Ende oder Kopf. Dieser Kopf entspricht seiner Entwickelung nach einem Zellkern und besteht der Hauptsache nach aus ganz ausserordentlich dicht zusammengedrängtem Chromatin, von scheinbar homogener Beschaffenheit. Bei Salamandramaculosa ist dieses Kerngebilde ein schmaler langgezogener Spiess mit scharfer Spitze. Beim Menschen hat er birnförmige Gestalt, bei Ascaris megalocephala, dem Spulwurm, hat das Samenelement die Form eines Fingerhuts, in dessen Basis die Kernsubstanz als kompaktes Chromatinkügelchen eingebettet liegt und so hat der Kern der Samenfäden bei jeder Tiergattung eine andere Gestalt. Sobald sich während der Befruchtung der Kopf des Samenfadens in die Substanz der Eizelle eingebohrt hat, nimmt die Kernsubstanz Flüssigkeit auf und schwillt dadurch auf das 10—20fache seiner ursprünglichen Grösse auf, während das Quantum des Chromatins das gleiche bleibt. In dem jetzt bläschenförmigen Samenkern der Eizellen zeigt sich nun wieder ein fädiges Netz als Gerüstsubstanz, dem die Chromatinkörner und Brocken eingelagert sind und in dem jetzt auch wieder ein oder mehrere Nucleolen sichtbar sind.

In den Maschen des Gerüstes liegt die Kernzwischensubstanz, welche durch Quellung die Grösse und Entfaltung des Kerns verursacht hat.

Ein Kern von Ceratium tripos zeigt eine deutliche wabige Anordnung des Chromatins, während der Kern einer Bindegewebszelle der Salamandra maculosa ein Netzwerk feinster Fäden zeigt, in dem hier und da als stärkere Anschwellungen sogenannte Netzknoten von Chromatin sich zeigen, ausserdem ein oder mehrere Nucleolen. Die Leukocyten, welche oft eingeschnürte oder polymorphe Kerne besitzen, zeigen stark verdichtetes Chromatin, welches zu Netzknoten zusammengedrängt ist und deshalb bei Färbung intensiv hervortritt.

Von ganz auffallend abweichender Form ist das von Balbiani zuerst beschriebene Gerüstwerk in den Speicheldrüsenkernen von Chironomuslarven. Die chromatische Substanz hat hier die Gestalt eines einzigen ziemlich dicken Fadens, der innerhalb des bläschenförmigen Kernes aufgeknäuelt liegt und dessen beide freie Enden innerhalb der beiden ziemlich grossen Nucleolen, oder falls nur einer vorhanden, in diesem verengt stecken. Der ganze Faden erscheint deutlich quergeschichtet und besteht demnach aus aufeinandergeschichteten stärker und schwächer färbbaren Scheiben. Sehr merkwürdig sind ferner die Kerne der Stäbchenzellen der Netzhaut im Auge der Säugetiere, wo die chromatische Substanz quergeschichtet vorkommt und zwar meist in zwei plankonvexen Scheiben, zuweilen sogar drei Scheiben.

Eine wesentlich andere Struktur finden wir in dem Kern der tierischen Eier, der sogenannten Keimbläschen. Im unreifen Ei zeigt der Kern ein sehr grobes Netzwerk, welches hauptsächlich aus Linin besteht mit nur wenig chromatischer Substanz und sehr viel Kernzwischensubstanz. Ausserdem findet sich ein sehr grosser Nucleolus, der sogenannte Keimfleck. Bei den Fisch-, Amphibien- und Reptilieneiern, wo die Kerne ganz aussergewöhnliche Dimensionen annehmen, nimmt die Zahl der Keimflecke mit dem Wachstum der Eizellen ausserordentlich zu, man hat bis 100 gezählt, die meist an der Oberfläche des Kerns zerstreut liegen. Schliesslich finden sich auch Eier, dessen Nucleolen aus zwei verschiedenen Substanzen bestehen. So fand Flemming bei Najaden z. B. ein Hauptnucleolus ausser einigen Nebennucleoli. Der Hauptnucleolus zeigt zwei verschieden beschaffene Teile, einen kleinen, bedeutend stärker lichtbrechenden und stärker färbbaren Teil, und einen grösseren, blasseren, schwächer färbbaren, in Säuren stark quellenden Teil. Bei Anodonta hängen beide Teile zusammen, bei Unio berühren sie sich nur, können sogar von einander getrennt sein.

Central- oder Polkörperchen und Sphäre.

Ein weiterer, jetzt allgemein anerkannter und, wie es scheint, wichtiger Bestandteil der Zelle ist das Centralkörperchen mit der Attraktionssphäre. Der Entdecker ist Eduard van Beneden, der die hier zu besprechenden Dinge 1876 als Polkörperchen zuerst bei der Zellteilung beschrieb. Später hat derselbe Forscher die Hypothese aufgestellt, dass das Centralkörperchen gleich dem Kern ein konstanter Bestandteil der Zelle sei, ein Satz, der durch vielfache weitere Arbeiten namentlich von Flemming und M. Heidenhain und anderen, bestätigt worden ist, wenn auch es bis jetzt nicht möglich ist, das kleine Körperchen zu allen Zeiten in jeder Zellenart nachzuweisen.

Die Centralkörperchen stellen kleine, stärker lichtbrechende und mit gewissen Methoden der Fixierung und Färbung ausserordentlich distinkt darstellbare runde oder ellipsoide Körperchen dar, welche fast an der Grenze des mikroskopischen Sehens liegen. Sie wurden zuerst in sich teilenden Zellen gefunden, wo sie den Mittelpunkt einer protoplasmatischen Strahlenfigur, der Polstrahlung, bilden, sodass sämtliche Radien der Struktur auf das Centralkörperchen hin centriert erscheinen. Hier bei der Teilung der Zelle sind sie stets in der Zweizahl vorhanden. Man hat dann aber weiter gefunden, dass diese Centralkörperchen auch in ruhenden Zellen vorkommen. So fand sie Flemming zuerst in den Bindegewebszellen und Leukocyten der Salamanderlarve, Solger in den Pigmentzellen der Fische, weiter wurden sie in roten Blutkörperchen, in Epithel- und Endothelzellen, Drüsenzellen und Ganglienzellen gefunden. Ferner hat sich weiter gezeigt, dass dieselben auch in der Mehrzahl vorkommen können und M. Heidenhain hat in Riesenzellen bis über 100 gefunden, welche in Haupt- und Nebengruppen sich teilten. Diese grössere Zahl entspricht der grösseren Zahl der Kerne und deren multipolaren Mitosen. Häufig sind auch in derselben Zelle die Centralkörperchen von ungleicher Grösse und es kommen Nebencentralkörperchen, sekundäre Centralkörperchen, vor.

Meistens erscheint das Protoplasma um das mehr oder weniger deutliche Centralkörperchen verdichtet und dasselbe zu Strahlen angeordnet, diese protoplasmatische Bildung bezeichnet man einfach als Sphäre. Mit unseren bisherigen Methoden gelingt es nicht immer die Radien der Strahlung bis gegen das Centralkörperchen selbst zu verfolgen, wahrscheinlich, weil die jungen Stoffteilchen, welche die Färbung des Protoplasmas (z. B. bei sich furchenden Echinodermeneiern) veranlassen, bei stärkerer Ausbildung der Sphäre mehr peripherwärts gedrängt werden und so im nächsten Umkreis des Centralkörperchens mehr eine unfärbbare, daher homogen erscheinende Protoplasmakugel

sich ausbildet. Diese durchaus sekundäre Bildung wurde von manchen Autoren (z. B. Boveri) als das enorm vergrösserte Centralkörperchen angesehen und mit dem Namen „Centrosoma“ belegt. Dieser Name, streng im Boverischen Sinne gebraucht, besagt etwas Irrtümliches, da das eigentliche Boverische Centrosoma nur den innersten Teil der Sphäre darstellt, während er das darin eingeschlossene Centralkörperchen als nebensächlich betrachtet und mit dem Ausdruck Centriole belegt. Doch gebraucht man jetzt meist Centrosomen und Centralkörperchen promiscue für das kleine, unscheinbare aber distinkte Körnchen im Centrum der Sphäre. Die Centralkörperchen entsprechen genau dem alten Ausdruck Polkörperchen. Da wir bei keiner Teilung die Centralkörperchen vermissen, dagegen in den ruhenden Zellen dieselben sehr häufig mit den besten Methoden nicht darstellbar sind, so ist die Frage über das Schicksal der Centralkörperchen in den ruhenden Zellen vorläufig noch nicht zur Entscheidung zu bringen. Über ihre Verhaltung zum Kern und zum Zellleib weiss man nur soviel, dass die Centralkörperchen in den meisten Fällen dicht neben dem Kern im Zellenleib liegen. In einigen Fällen, z. B. bei einer Varietät des Spulwurms, liegen sie bei Beginn der Teilung im Kern. O. Hertwig hält sie sogar gewöhnlich für ständige Bestandteile der ruhenden Kerne. Nach den neuen sehr vermehrten Befunden erscheint aber das Verhältnis so, dass in den meisten Fällen auch während der Ruhe dieselben im Zellleib liegen, und nur ausnahmsweise im Kern. Es erscheint nach der früheren Auseinandersetzung, wonach das Liningerüst des Kerns nichts anderes ist als das Protoplasmagerüst des Zellleibes, diese viel ventilierte Frage nach der Abstammung des Centralkörperchens, ob von Protoplasma oder der Kernsubstanz, keine so wesentliche Bedeutung zu haben, wie man früher glaubte, wodurch uns über eine ziemlich grosse Schwierigkeit des Verständnisses weggeholfen wäre. Jedenfalls ist das Centralkörperchen nicht mit gewöhnlichen Mikrosomen des Protoplasmas zu verwechseln. Am besten scheint mir diejenige Ansicht den Nagel auf den Kopf zu treffen, dass die Centralkörperchen neben dem Protoplasma

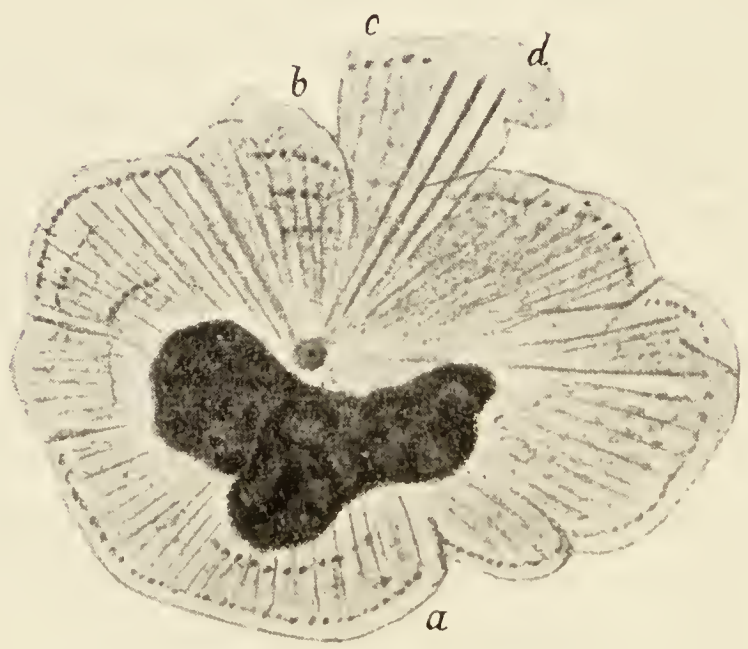


Fig. 6.

Struktur eines kriechenden, ganz platt ausgebreiteten Leukocyten, nach Reinke. Sphärenstrahlung mit Centralkörperchen, welche den ganzen Zellleib durchsetzt. *a* und *b* kontrahierte Stellen, *c d* amöboider Fortsatz.

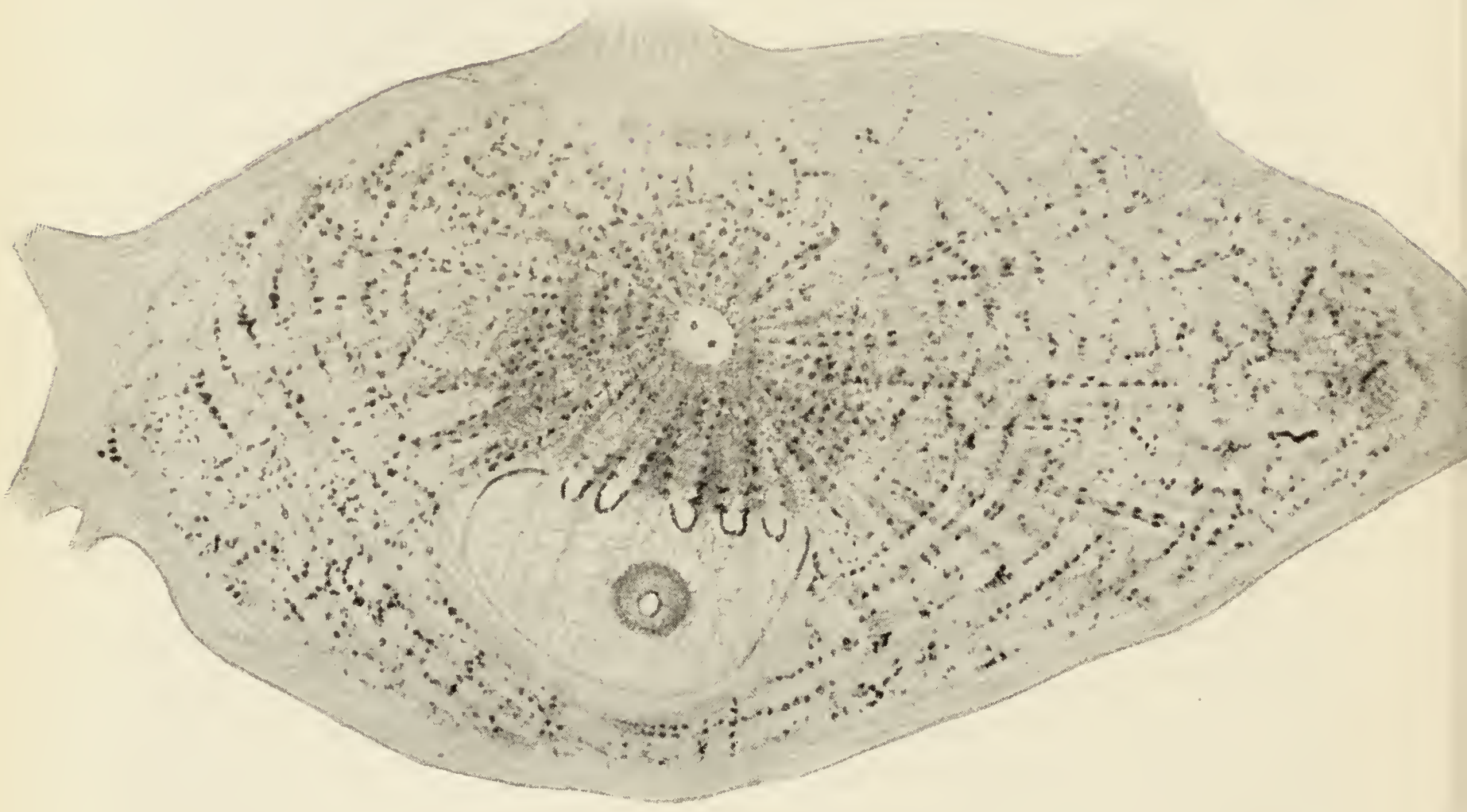
und den Kernsubstanzen ein besonderer dritter, wesentlicher Bestandteil sei.

Die besondere charakteristische Eigenschaft, nach gewisser Fixierung sich mit bestimmten spezifischen Farbstoffen zu beladen, spricht dafür, dass die Centralkörperchen aus einer spezifischen, von Protoplasma chemisch differenzierten Substanz bestehen. Ausserdem besitzen sie die Eigenschaft zu wachsen und sich durch Knospung zu teilen und zu vermehren, und zeigen in hohem Masse die Neigung Gruppen zu bilden, zwischen ihm lässt sich häufig eine verbindende, schwächer färbbare Zwischensubstanz die „Centrodesmose“ nachweisen. Dies ganze Centrum, als Kräftecentrum aufgeführt, bezeichnet M. Heidenhain als Mikrocentrum. Es ist dies also der Insertionsmittelpunkt einer grossen Menge radiär gerichteter Zellfäden. Wegen der ausserordentlichen Kleinheit dieser Dinge ist ihre Untersuchung aber mit ganz besonderer Schwierigkeit verknüpft.

Schon hier mag erwähnt sein, dass das Centralkörperchen mit der Sphäre bei der Zellteilung eine grosse und führende Rolle spielt.

Der Begriff Attraktionssphäre (van Beneden), Archoplasma (besser Archiplasma) (Boveri) oder kürzer und besser Sphäre (Flemming) und sein Verhältnis zum übrigen Protoplasma des Zellleibes ist nicht so ohne weiteres klar verständlich. Nach Flemming soll mit dem Ausdruck Sphäre die Substanz des Zellleibes bezeichnet werden, welche bei der Teilung um die Central- oder Polkörperchen her irgend eine Differenzierung bildet. „Es ist längst bekannt, so sagt Flemming, dass diese Substanz einen sehr grossen Wechsel zeigt, dass sie während der Teilung bald verschwindend gering, bald ausgedehnt ist, dass die Strahlungen, welche von ihr ausgehen, weit in den Zellkörper reichen, dass in solchen Zuständen von einer Abgrenzung einer Sphäre nach aussen nicht zu reden ist; es versteht sich ferner ganz von selbst, dass die Substanz, welche bei voller Strahlung die Radien und den hellen Innenteil um die Centrosomen (Centralkörperchen) bildet, in irgend einer Weise aus dem Zellkörper differenzierte Substanz sein muss, denn sie ist ja namentlich mächtiger als die Substanz um den Zellkörper ursprünglich war. Aber ich glaube, wir können noch nicht annehmen, dass solche Substanz im Zustand ausserhalb der Teilung ganz fehlt, auch wenn sie so verschwindend geringfügig ist, dass sie sich einstweilen vielfach nicht nachweisen lässt. — Wenn auch nur ein Minimum von solcher Substanz da ist, so kann sie die erste Bedingung sein für die Bildung des grossen strahligen Gebildes mit seinem Centralhof, das während der Teilung auftritt, indem sie unter eigener Vergrösserung, natürlich auf Kosten der umliegenden Zellsubstanz, dieselbe umdifferenziert.“

a



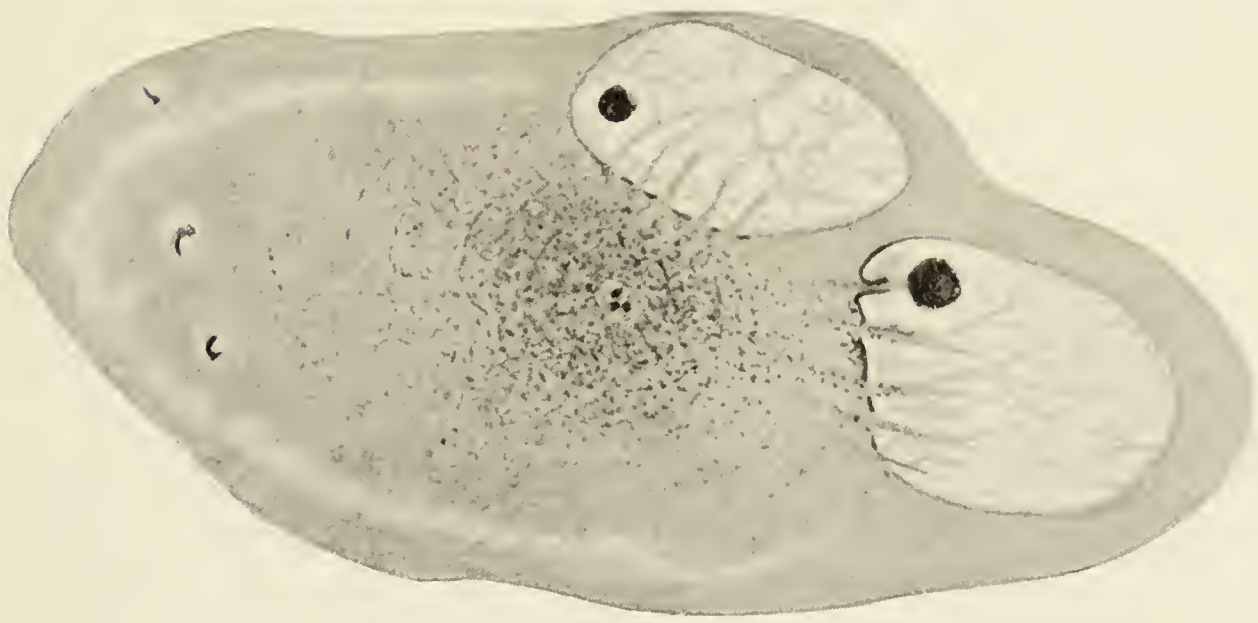
b

Fig. 7.

Spinalganglienzellen (*a*, *b*, *c*, *d*) von Lophius piscatorius, nach Holmgren. Centralkörperchen und Sphären in verschiedenen Graden der Ausbildung. Man sieht wie die Centralkörperchen auch das Territorium der ruhenden Kerne beherrschen.

In ruhenden Zellen auch der erwachsenen Tiere ist die Sphäre vielfach nachgewiesen worden, so in den Pigmentzellen, Knorpelzellen, Bindegewebszellen und vielen Epithelzellen, meist in Verbindung mit

c



d

Fig. 7.

den in ihrem Centrum liegenden Centralkörperchen, dann in den Ganglienzellen und vor allem in den Wanderzellen (Leukocyten), sodass man wohl mit Recht Centralkörperchen und Sphäre als mehr oder weniger konstante Organe der Zelle ansehen kann. Interessant ist, dass man in den lebenden Pflanzenzellen, z. B. in den Haaren der Kürbisblüten

während der Strömung des Protoplasmas ähnliche Bildung entstehen sieht und dass es Morgan gelungen ist, was ich nach eigenen Experimenten durchaus bestätigen kann, an den befruchteten Eiern der Seeigel durch Zusatz von 1,5% Kochsalz zum Seewasser, also durch einen Reiz, künstliche Sphären im Protoplasma des Eies zu erzeugen, welche den Sphären eines normalen Eies während der Befruchtung und Teilung sehr ähnlich sind. Diese künstlich erzeugten Sphären wandeln allmählich dem Mittelpunkt des Eies entgegen, verschmelzen dort und bilden grössere Strahlensysteme. Hernach lösen diese Sterne sich wieder auf und bilden neue, sekundäre Sterne. So lange das Ei in der stärkeren Salzlösung bleibt, teilt sich der Furchungskern nicht, werden die Eier dagegen in gewöhnliches Seewasser gebracht, so verschwinden die künstlich hervorgebrachten Sterne allmählich aus dem Ei und die normale Kernteilung und Furchung setzt ein. Bleiben dagegen die Eier mehrere Stunden in der Salzlösung, so zerfallen sie in kernlose Protoplasmaklümpchen. Auch in ganz normalen Zellen konnte ich während der mitotischen Teilung sekundäre Centren mit Strahlungen nachweisen, die dann während der Zellruhe vollständig verschwinden. Fragen wir uns nach der Bedeutung der Centralkörperchen und der Sphären, so ist nach vorliegenden Resultaten folgendes zu sagen. Zunächst stehen beide in sehr naher Beziehung zur Kern- und Zellteilung, wie wir weiter unten sehen werden, ja bei diesem Prozess fehlen sie eigentlich, falls er typisch verläuft, niemals. Hier zeigt es sich, dass die eigentlich treibende Kraft vom Centralkörperchen ausgeht und dass die Sphäre mit ihren Strahlungen nur das Produkt des Reizes ist, welchem vom Centralkörperchen ausgehend, auf das Protoplasma einwirkt, das lässt sich mit fast mathematischer Sicherheit nachweisen. Wegen dieser wichtigen Beziehung zu den Zellteilungsvorgängen können wir aber doch nicht sagen, dass die Centralkörperchen mit der Sphäre lediglich als Teilungsorgane anzusehen sind, vielmehr ist ihre Aufgabe viel allgemeiner. Wir finden sie nämlich besonders schön ausgebildet bei wandernden, nicht in Teilung begriffenen Leukocyten und besonders bei Nervenzellen, welche sich beim Erwachsenen niemals teilen. In beiden letzteren Fällen müssen sie also unbedingt eine andere, viel weitere Bedeutung haben. Ich sehe dieselbe darin, dass das Centralkörperchen auf das Protoplasma einen Reiz ausüben kann, der bald nur ganz gering ist, bald zum Maximum anschwillt, je nachdem es die Umstände erfordern und dass dieser Reiz die Protoplasmateilchen zwingt, sich in einer ganz besonderen Richtung anzuordnen, sodass die besonderen Wirkungsweisen des Protoplasmas sich im Rahmen der neuen Struktur abspielen muss. Ein Blick auf die Abbildungen der Leukocyten und namentlich auch der Ganglienzellen wird dies Verhältnis erläutern. Sehr viel ist für die

Erkenntnis der Lebensthätigkeit der Zelle durch diese Auffassung freilich noch nicht gewonnen, allein sie eröffnet doch neue Ausblicke, die vielleicht in Zukunft der Forschung neue Wege eröffnen mögen. Weiter unten bei Besprechung der Mechanik der Mitose wird dieses Problem ausführlicher zur Besprechung kommen.

Die wichtigsten Lebenseigenschaften der Zelle.

An die Charakteristik der einzelnen Zellenbestandteile schliesst sich naturgemäss eine kurze Besprechung der wesentlichsten Lebenseigenschaften der Zelle an. Obschon diese biologischen Verhältnisse mehr ins Gebiet der Physiologie gehören, so sind sie in einer allgemeinen anatomischen Betrachtung nicht gut ganz auszuschliessen, zumal ein guter Teil derselben durch die Untersuchungen der anatomischen Forscher aufgedeckt sind. Zu diesen allgemeinen Lebenseigenschaften der Zelle gehören unter anderen die Teilung und Vermehrung der Zelle, ihre formative Thätigkeit und ihr Wachstum, ihre Kontraktilität und Selbstbewegung, ihre Reizbarkeit, die Stoffaufnahme und Sekretion, ihre Regeneration. Wir wenden uns zunächst dem wichtigen Kapitel der Zellteilung zu.

Vermehrung der Zelle.

Das Protoplasma des Zelle kann seine Masse vermehren durch Assimilation fremder Substanzen, allein immer nur so, dass bereits vorhandenes lebendes Protoplasma durch seine assimilierende Thätigkeit die gebotenen Nährstoffe organisiert, d. h. sie in Bestandteile des lebenden Zellleibes verwandelt. Dagegen kommt, wie die Erfahrung lehrt, niemals vollständige Neubildung von Protoplasma aus seinen Nährstoffen vor, sodass alles Protoplasma von bereits früher dagewesenem Protoplasma abstammt. Ebenso stammen alle Zellkerne und Farbträger von früher vorhandenen Kernen und Farbträgern, sogar jede Chromatinschleife von der Chromatinschleife eines früheren Kernes, jedes Centralkörperchen von einem früheren Centralkörperchen ab. Alle diese Zellenorgane können nur durch Teilung von ihresgleichen gebildet werden. Da die Keimzellen der Organismen auch ihrerseits durch Teilung von Mutterzellen entstanden sind, so zieht sich diese Abstammung der Zellenorgane von ihresgleichen kettenweise durch die Generation

der Tier- und Pflanzengeschlechter hindurch. Natürlich müsste bei fortlaufender Zweiteilung die Masse des Protoplasma, die Kerne der Centralkörperchen sich unausgesetzt halbieren und dadurch schnell auf ein Minimum sinken, wenn nicht zugleich durch Aufnahme und Assimilation von Nährstoffen die Masse der Zelle und ihrer Organe einen unausgesetzten Zuwachs erführe. Gewöhnlich sehen wir die ganze Zelle schon vor der Teilung sich vergrössern oder auch während des Teilprozesses und besonders unmittelbar nachher findet durch Aufnahme von Nährstoffen ein Wachstum der Zelle und ihrer Organe statt.

Kernteilung.

Die Kernvermehrung findet auf zwei ganz verschiedene Arten der Teilung statt, nämlich erstens durch eine einfache Durchschnürung (direkte, amitotische Teilung) und zweitens durch die indirekte oder mitotische Teilung, auch kurz Mitose genannt, welche einen höchst verwickelten Bewegungs- und Umlagerungsprozess vorstellt. Dieser Vorgang der Mitose ist deshalb von so hervorragender Wichtigkeit, weil sich gezeigt hat, dass die zwar in Einzelheiten von einander abweichenden Strukturen der Kerne der verschiedenen Tier- und Pflanzentypen im wesentlichen in den Grunderscheinungen übereinstimmen, wodurch die Auffassung von der prinzipiellen Auffassung von der prinzipiellen Identität aller Lebensformen eine mächtige Stütze erhält.

Die direkte Kern- und Zellteilung.

Die direkte Teilung verläuft in sehr einfacher Weise. Zunächst nimmt ein kugeliger Kern eine mehr langgestreckte Gestalt an, wobei sich das oder die Kernkörperchen teilen, dann schnürt sich der Kern biskuitförmig ein und zerfällt schliesslich in zwei Hälften, die zunächst noch durch eine fadenförmig ausgezogene Brücke von Kernsubstanz miteinander zusammenhängen, schliesslich sich aber vollständig trennen und mehr auseinander rücken. Der Kern bleibt von der Zellsubstanz während des ganzen Vorganges durch seine Membran deutlich abgesetzt und begrenzt im Gegensatz zu der mitotischen Teilung. Auch findet, wie in manchen Fällen beobachtet werden konnte, bei der direkten Teilung keine Teilung der Centralkörperchen statt, die gerade bei der Mitose eine so grosse Rolle spielt. Häufig unterbleibt bei der direkten Kernteilung eine Teilung des Zellleibes. Eine solche kommt allerdings vor, aber in den meisten Fällen führt die direkte Kernteilung nur zur Bildung einer mehrkernigen Zelle (Riesenzelle), oder auch nur falls die Kerne sich nicht vollständig trennen, zur Bildung sogenannter „fragmentierter“ Kerne (z. B. in den Leukocyten).

Als Beispiele direkter Kernteilung sind zunächst die wandernden Leukocyten der Wirbeltiere zu erwähnen, bei denen vielfach fragmentierte oder vielfache Kernbildung vorkommt. In vielen Drüsen von Insekten, in den Leberzellen des Menschen, im Blasenepithel des Salamanders, in der mütterlichen Placenta der Säugetiere und in der Embryonalhülle der Skorpione, in den Hodenzellen, Spermatozoen des Salamanders und in den Hoden von Crustaceen und schliesslich in manchen embryonalen Geweben, sind derartige einfache Teilungen beobachtet worden.

Es führt, wie es scheint, die direkte Kernteilung, selbst, wenn eine vollkommene Teilung des Zellenleibes sich daran anschliessen sollte, doch niemals zur Bildung typisch lebenskräftiger Gewebe, sondern nur zu Zellbildungen, welche nach begrenztem Dasein ihrem Untergang entgegengehen.

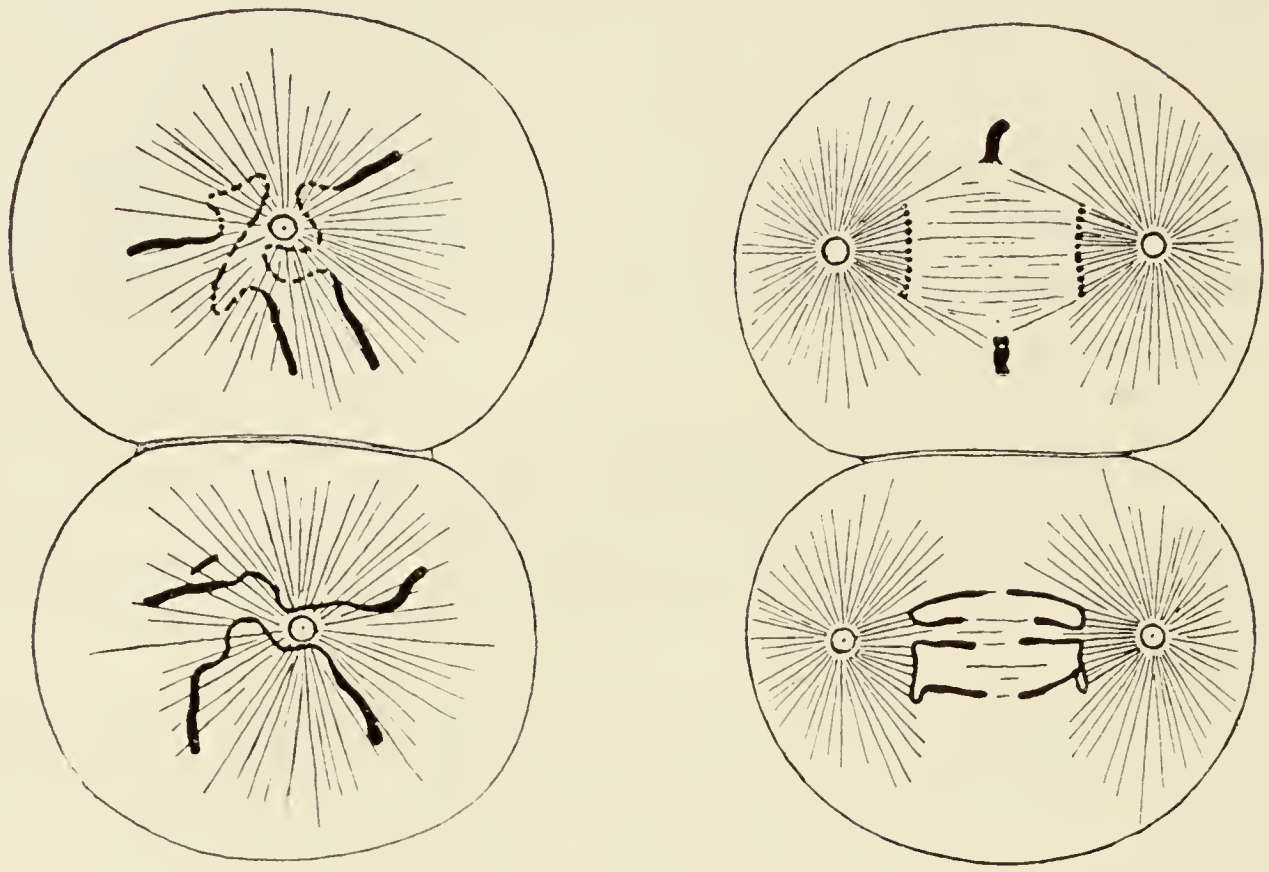
Merkwürdig ist, dass bei den Infusionstieren sich bei deren Vermehrung der vegetative Kern (Hauptkern) nach dem direkten, der Geschlechtskern (Nebenkern) nach dem mitotischen Modus teilt und es gehen hier die vom Hauptkern abstammenden Kerne nach einer Reihe solcher Teilungen zu Grunde und es bilden sich, nachdem zwei Individuen sich durch Konjugation so zu sagen verjüngt haben, neue Hauptkerne aus den Nebenkernen. Mit Recht fasst man daher die direkte Kernteilung als Anzeichen einer Degeneration der betreffenden Zelle auf, wie denn auch an jugendlichen und lebenskräftigen Zellen nur mitotische Teilungen vorkommen. Dabei ist aber zu bemerken, dass nicht jede eingeschnürte Kernform der Ausdruck einer direkten Kernteilung zu sein braucht. Im Gegenteil können aus zwei mechanischen Gründen, z. B. bei Wanderzellen, die sich durch enge Gewebsspalten durchzwangen, starke Längstreckung und scheinbare Einschnürungen der Kerne vorkommen.

Höchst merkwürdig ist der in neuester Zeit sowohl an Pflanzenzellen (Algen) wie tierischen Zellen mit Sicherheit gelungene Nachweis, dass ein und derselbe Kern sich mitotisch und amitotisch teilen kann. Narkotisiert man nämlich eine in Mitose befindliche Zelle vorsichtig durch Äther, so hört die Mitose auf und der Kern teilt sich amitotisch, um nach Aufhören der Narkose wiederum eine regelrechte Mitose zu bilden.

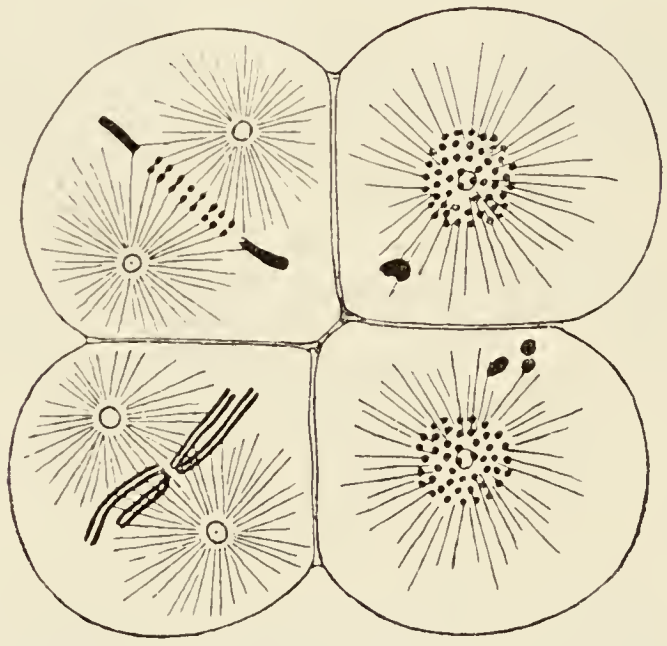
Indirekte Kern- und Zellteilung. Mitose.

Im Gegensatz zur direkten Teilung des Kerns ist die mitotische Teilung ein ausserordentlich komplizierter Vorgang. Man hat sie besonders an drei Objekten in vorzüglicher Weise studieren können,

nämlich an den grossen Gewebszellen der Salamanderlarve, an dem sich furchenden Ei des Pferdespulwurms (Ascaris megalocephala) und endlich



A *B*



C

Fig. 8.

A und *B* zweites Furchungsstadium von Ascaris megalocephala von zwei verschiedenen Seiten betrachtet. In der einen Zelle zwei lange Chromosomen, in der anderen viele kleine und zwei grössere Endstücke (welche resorbirt werden). *C* drittes Furchungsstadium; nur in einer der vier Zellen sind zwei lange Chromosomen vorhanden. Nach Boveri (Ergebnisse d. Anat. u. Entwgesch. 1891. Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden).

an den sich furchenden Eiern der Echinodermen. Viele Zellen, namentlich Epithel- und Bindegewebszellen des gefleckten Landsalamanders zeichnen sich durch besondere Grösse aus und an ihnen ist etwa folgendes zu sehen.

Als ausserordentlich merkwürdig fällt auf, welche ungeahnten Strukturen das Mikroskop in einem so kleinen Organ des Zellleibes, dem früher für homogen gehaltenen Zellkern unseren Blicken enthüllt und in besonderer Schärfe hervortreten lässt. Der Zellkern, welcher im Ruhestadium ein deutlich hervortretendes chromatisches Gerüst mit eingelagerten Kernkörperchen zeigt und vom Protoplasma des Zellleibes durch eine Membran deutlich abgesetzt wird, durchläuft dabei eine Reihe von Umbildungsformen, an denen man mehrere Phasen unterscheiden kann.

Zunächst bestehen die ersten Veränderungen darin, dass die chromatische Substanz, welche in dem Netzknoten und feinem Kerngerüst im wesentlichen gleichmässig über das Terrain des Kernes verteilt war, sich mehr und mehr zu längeren, zunächst noch miteinander zusammenhängenden dickeren Fäden mit rauhen, unregelmässig gezakten Konturen sammeln. Es ist dies das Stadium des „lockeren Knäuels“, währenddessen die Kernzwischensubstanz an Lichtbrechung gewinnt, klarer hervortritt und durchsetzt ist von dem allerfeinsten protoplasmatischen Liningerüst, welches die chromatischen dicken Fäden verbindet und zugleich mit der Kernmembran, die die Grenze abschliesst, in kontinierlichem Zusammenhang steht. Jetzt werden die chromatischen Fäden glatt und teilen sich der Länge nach, sodass der Kernraum zunächst von einem chromatischen Doppelfaden durchzogen ist, der aber alsbald in 24 ziemlich gleichlange Segmente zerfällt. Während dieses Stadiums verschwinden die Kernkörperchen durch Auflösung. Sie scheinen eine protoplasmatische Reservemasse zu sein, die wohl in die Masse des protoplasmatischen Liningerüstes mit einbezogen wird. Sind die chromatischen Segmente voll ausgebildet, so biegen sie sich schleifenförmig ein und zwar so, dass ihre Scheitel auf der einen Seite des Kernraums auf die hier im Zellleib liegenden, bereits früher geteilten Centralkörperchen gerichtet sind, diese Stelle bezeichnet man als Polfeld, während die freien Enden der Schleifen alle an der entgegengesetzten Seite des Kerns etwas gesperrt bis an die Peripherie des Kerns reichen. Diese Seite heisst das Gegenpolfeld. Diese chromatischen Schleifen heissen nach Waldeyer Chromosomen oder auch Kernsegmente. Sie enthalten alles Chromatin, das in Gestalt feiner Granula auf bestimmter Bahn in einer weniger färbbaren protoplasmatischen Lininmasse zusammengestreut eingebettet liegt und die einem lockeren Knäuel feiner Würmer gleichen, die in langsamen Krümmungen begriffen sind. Ihre Zahl scheint für die bestimmten Tier- und Pflanzenarten konstant zu sein. Bei kugeligen Zellen und Kernen liegen sie mehr an der Peripherie des Kernraums, bei flachen dagegen nehmen sie das Innere desselben ein. Beim gefleckten Erdsalamander finden wir in den Gewebszellen stets 24 Chro-

mosomen, in den Geschlechtszellen die Hälfte, nämlich nur 12. Bei ovaler Form des Kernraums stehen die Chromosomen annähernd senkrecht zur Längsachse des Kerns, doch hängt diese Stellung der Chromosomen hauptsächlich von den mechanischen Druckverhältnissen der Umgebung ab, sodass sich keine allgemeine Regel darüber aufstellen lässt.

Um diese Zeit ist das bereits früher geteilte Centralkörperchen deutlich geworden, eingebettet in eine dichtere, rein protoplasmatische Substanz, die Sphäre. Zwischen beiden durch Teilung entstehenden Centralkörperchen, welche allmählich auseinanderrücken, liegt eine fädige protoplasmatische Verbindung, der erste Anfang der Kernspindel, welche von einem Centralkörperchen zum anderen ziehend, aus allerfeinsten Protoplasmafäden besteht. Diese achromatische Spindel vergrössert sich sehr bald und um diese Zeit löst sich die achromatische Kernmembran in der Weise auf, dass ihre Substanz in die fädige Lininsubstanz des Kerns und in Fäden, welche dem Protoplasma des Zellenleibes zuzurechnen sind, übergeht. Jetzt sind also die Chromosomen und die Zwischensubstanz des Kerns nicht mehr durch ein Membran vom Protoplasma des Zellenleibes abgeschlossen, sondern sie liegen in einem als „helleren Hof“ bezeichneten Kernraum. Vom früheren Polfeld aus senkt dann sich die schnell wachsende Spindel mit ihren beiden an den Polen gelegenen Centralkörperchen zwischen die Chromosomen ein. Um die Centralkörperchen (Polkörperchen) bildet sich aus dem Protoplasma des Zellleibes eine Strahlung, die Polstrahlung, welche aus feinen protoplasmatischen Fäden besteht, die mehr oder weniger weit in den Zellleib herein strahlen. Ein Teil dieser Strahlen setzt sich, das Liningerüst der Kernraums in sich aufnehmend, an die Winkel der Chromatinschleifen an, die Strahlen werden als Leitstrahlen bezeichnet, an denen später die Chromosomen gegen die Pole entlang gleiten. In der mittleren Phase legen sie sich auf die Spindel und

Fig. 9.

Mesophase einer Mitose des Salamanders, nach Reinke. Die Chromatinschleifen (Chromosomen) wandern zum Äquator.

bilden so zwei mantelförmige Halbspindeln, welche also aus feinsten protoplasmatischen Fäden bestehen. Da diese Leitstrahlen von beiden Polen aus zu je einer noch fest zusammenhängenden Doppelschleife treten, so muss mit dem Wachsen des centralen inneren Spindelteils eine Spannung der Leitfäden eintreten, zumal die Centralkörperchen weiter auseinanderrücken.

Damit tritt die Mitose in eine neue Phase mesophase, in denen jetzt allmählich die Chromosomen sich mit ihren Umbiegungsstellen so im Äquator der Spindel, deren Fasern wie die Meridianlinien an einem Erdglobus verlaufen, einstellen, dass sie eine sogenannte Äquatorialplatte bilden, die man auch als Mutterstern bezeichnet hat. Es ist dies ein verhältnismässig langandauerndes Stadium, welches bei der auffallend symmetrischen Anordnung von allen Teilungsfiguren am meisten in die Augen fällt. Jetzt ist die wichtige Thatsache der Längsspaltung der Chromosomen besonders deutlich erkennbar, die sich bereits im Knäuelstadium herausgebildet hat und welche darin besteht, dass jedes Chromosom sich der Länge nach in zwei spiegelbildlich gleiche aber dichtaneinanderliegende Hälften teilte.

In der dritten Phase (Anaphase) tritt eine Trennung der Spalthälften der Chromosomen ein, die an der Umbiegungsstelle beginnt und sich schliesslich auf die ganze Schleife erstreckt. Die Teilhälften bewegen sich langsam mit der Umbiegungsstelle vorn gegen die Pole, der Spindel eng anliegend, die freien Enden jetzt dem Äquator der Spindel zugewendet. Auf diese Weise teilen sich die Chromosomen in zwei Gruppen. Zwischen diesen findet eine Umbildung der Spindelfasern statt, die jetzt weniger straff und durch Anastomose miteinander verbunden, sich wieder mehr und mehr entspannt. Die Gesamtfigur bildet nunmehr einen Doppelstern. Die Chromosomen dieser beiden Sternfiguren wandern nun nach den beiden Polen zu, ohne diese ganz zu erreichen, sondern machen kurz vor derselben Halt. An jedem Pol liegt also zuletzt ein Tochterstern von 12 Chromosomen beim Salamander. Endlich in der Schlussphase der Teilung ordnen sich an jedem Pol der Kernspindel die Chromatinfäden wieder zu einem Knäuel an. Ihre bis dahin glatte Oberfläche wird nach und nach uneben, die verbindenden protoplasmatischen Lininfasern treten deutlicher hervor, die abschliessende Kernmembran rekonstituiert sich, die Chromatinkörner breiten sich in ihnen wieder aus, sodass allmählich durch Umordnung wieder die Konfiguration des ruhenden Kernes sich ausbildet und durch Wachstum erhält der Kern wieder seine typische Grösse und Form. Der Rest der achromatischen Spindel wird undeutlich und verschwindet. Nachdem die Lage des Centralkörperchens wiederum gegen den Kern etwas verschoben ist, verschwindet dasselbe meistens für unsere Augen, nach-

dem dasselbe noch eine zeitlang im Mittelpunkt der fädigstrahligen Sphäre sich erhalten hat.

An diese Kernteilung schliesst sich etwa zur Zeit, wo die Spalthälften der Chromosomen bereits getrennt sind, also im Stadium der Tochtersterne, die Zellteilung an, indem sich zuerst im Äquator eine Einschnürung an der Oberfläche bemerkbar macht, welche tiefer werdend, den ganzen Zellleib in zwei Hälften abschnürt.

In vielen Fällen finden sich Abweichungen von dem hier beschriebenen Typus der Kernteilung in den Gewebszellen der Salamanderlarve, ohne aber von grosser prinzipieller Bedeutung zu sein.

Zunächst kommt es vielfach vor, dass die Form der Chromosomen eine andere ist als die Fadenform beim Salamander. Die Chromosomen kommen vor als kurze Stäbe oder nur als Körner. Sie können auch ringförmig sein. Ferner kann sich die Zahl der Chromosomen anders verhalten, sie kann sehr viel zahlreicher sein, namentlich, wenn sie sehr klein sind, so sind bei pflanzlichen Zellen über 100 gezählt worden. Bei Tieren sind 2, 4, 8, 12, 16, 18, 24, 32 gefunden. Der auffallende Umstand, dass die Zahlen der Chromosomen stets gerade sind, kommt daher, dass die Zahl der Chromosomen bei der Befruchtung durch Summierung der Chromosomen des Eikerns und des Spermakerns entstehen.

Ferner kommt es bei sehr reichlicher Teilung in der Gewebszelle gar nicht selten vor, dass eine asymmetrische, also ganz atypische Teilung der Chromosomen eintritt, die aber doch zu normaler Zellbildung führt, während für gewöhnlich aber Kerne und Zellen stets in gleiche Hälften zerlegt werden. Bei Teilungen befruchteter Eier kommt es allerdings nicht selten vor, dass die Zelle in zwei sehr ungleiche Teile geteilt wird, sodass zwei ungleiche Teilstücke entstehen. In solchen Fällen werden aber die Kerne und das eigentliche Protoplasma der Zelle gleich geteilt und die Ungleichheit der Grösse entsteht auf Kosten des paraplasmatischen Zellprodukts, namentlich der Dotterplättchen.

Mechanik der Mitose.

Die verwickelten Bewegungs- und Umlagerungserscheinungen der Kernsubstanzen während der Mitose haben mit Recht zu der Frage geführt, wie kommen dieselben zu stande, wie lassen sie sich mechanisch erklären. Die Antwort auf diese Frage kann nicht in einfacher Weise gegeben werden, da die Ansichten hierüber keineswegs geklärt sind. Ich werde im folgenden allgemeine Sätze, welche W. His*) auf Grund sehr

*) W. His, Über Zellen- und Syncytienbildung, Studien am Salmonidenkeim.

exakter Untersuchungen gegeben hat und welche sich einerseits mit dem Bau des Protoplasmas, andererseits mit den thatsächlichen Befunden beschäftigen und welche, wie mir scheint, für das Verständnis dieser Dinge sehr klärend sind, wiedergebe.

1. Jeder auf Zellen- und Kernteilung bezügliche Vorgang setzt das Vorhandensein bewegender Kräftesysteme voraus, die auf gewisse Mittelpunkte hin centriert sind. Der sichtbare Ausdruck solcher Kräftewirkungen liegt in den centrierten Plasmastrahlungen, die jeden Teilungsvorgang einleiten und regeln.

2. Die innerhalb einer Astrosphäre wirksamen bewegenden Kräfte können wir als vom Centrum ausgehende Anziehungen und Abstossungen betrachten.

3. Strahlungen treten in bestimmten Entwickelungsphasen des Zellenlebens auf und sie können, nachdem sie eine Zeitlang bestanden haben, wieder schwinden. Ihr Auftreten fällt mit Höhepunkten im Leben der Zelle zusammen.

4. Bei ungehemmter Entwickelung umschliesst das Strahlungsgebiet einen Kugelraum, die Strahlenkugel oder Astrosphäre.

5. Die Ausdehnung der einzelnen Kräftegebiete beurteilen wir nach dem Durchmesser der Astrosphären, die Intensität der in ihnen wirksamen Kraft dürfen wir nach der Spannung der Strahlen schätzen.

6. Die bei jeder Kern- und Zellenteilung vorhandenen zwei Astrosphären greifen ineinander über, d. h. der Abstand ihres Centrums ist kleiner als die Summe der beiden Radien ($CC < 2\ R$). Die zwei ineinandergreifenden Kugelflächen schneiden sich in einer Ebene, die der Äquator der Teilungsspindel enthält. Das den beiden Kugeln gemeinsamen Gebiet diesseits und jenseits der Schnittebene, das gürtelförmig umgebende Aussengebiet, ist strahlenfrei, von ihm aus nimmt der Prozess der Zellteilung seinen Anfang. Dies Gebiet kann als Gürtelzone des Astrosphärenpaares bezeichnet werden.

7. Die von einem Centrum aus entstehenden Strahlen breiten sich allseitig aus und finden im Kern keinen Ausbreitungswiderstand.

8. Jede Astrosphäre bildet zur Zeit ihrer Entstehung ein Ganzes, zu der sich die zugehörige Spindelstrecke wie ein Teilstück verhält. Erst sekundär tritt zwischen der Spindel und der übrigen Strahlung eine gewisse Differenzierung ein.

9. Sämtliche die Kernneubildung beherrschende Vorgänge, die Auflösung der Chromatingerüste, die Umlagerung und Teilung der Chromosome uud der Wiederaufbau von Tochterkernen sind von den Centren aus eingeleitet und beherrscht. Die Vorgänge in den plasmatischen Astrosphären sind die primären, die in den Chromatingebilden die sekundären.

10. Jede Astrosphäre zerfällt in eine Anzahl concentrischer, das Centrosoma umgebender Höfe, die sich durch ihren Gehalt an Morphoplasma und dessen Anordnung von einander scheiden.

11. Die absolute und relative Weite der einzelnen Astrosphärenstufe wechselt innerhalb bedeutender Breiten. Im allgemeinen lassen sich Kontraktions- und Expansionsphasen (systolische und diastolische Phasen) aus einander halten. Während der ersteren sammelt sich das Morphoplasma in gedrängter Anordnung um das Centrum und die Strahlen erfahren eine stetige Verlängerung und Streckung, während der letzteren breitet sich das System morphoplasmatischer Gebilde aus und der Gerüstcharakter tritt mehr in den Vordergrund. Die Prophase und Metaphase des Kernteilungsvorganges fallen mit den Kontraktionsphasen der Astrosphäre zusammen, die Anaphase mit der Dilatation.

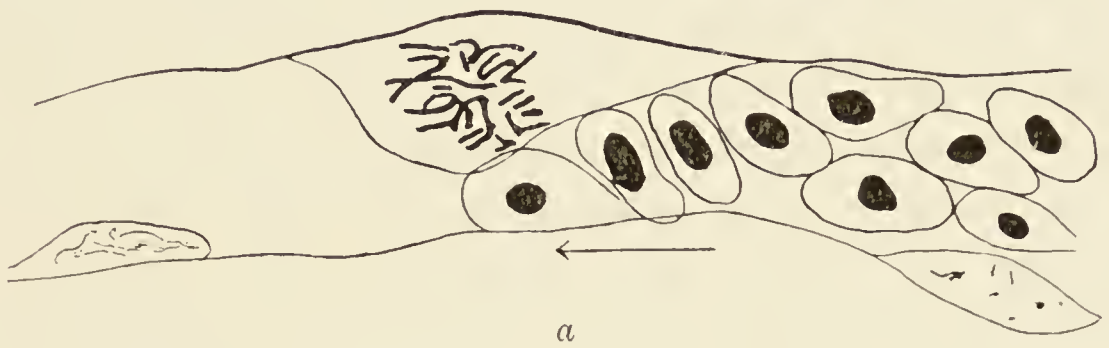
12. Die Umschliessung plasmatischer Gebilde durch membranöse Grenzschichten erfolgt unabhängig vom Einfluss von Centren, sie beginnt stets ausserhalb des Strahlenbereichs der Astrosphäre bez. nachdem vorhandene Strahlen sich entspannt und ein Gerüst aufgebaut haben. Sie leitet sich auch im Gebiete der sogenannten Verbindungsstrahlen mit der Umgestaltung der letzteren ein.

13. Die membranösen Grenzschichten der Furchungszelle bilden sich aus dem peripherisch gelegen diffusen Plasmagerüst durch lokale Verdickung und Verschmelzung seiner Bälkchen.

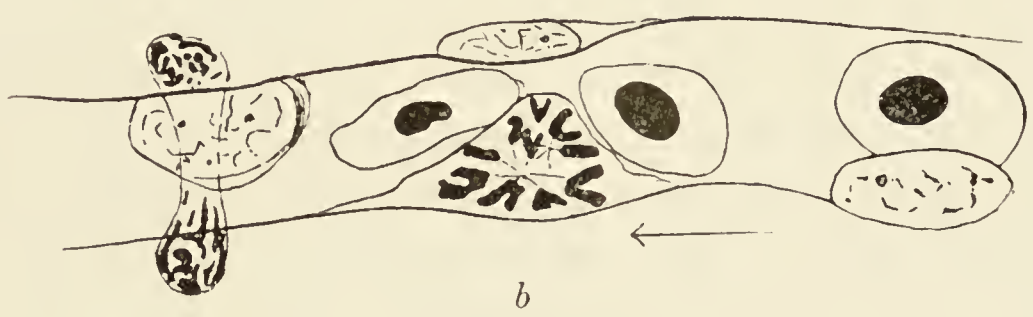
Zu den konstanten Begleiterscheinungen der Mitose gehört eine peripherische Verdichtung des Zellenleibes und das Auftreten einer lockerer beschaffener Innenportion um den Kern herum, welche aus einer mehr flüssigen durch Mischung der Kernzwischensubstanz und der aufgelockerten und verflüssigten Zellsubstanz besteht. Dieses höchst eigentümliche Phänomen, welches stets mit einer Abrundung des Zellleibes verbunden ist, sodass z. B. sonst ganz platte Zellen während der Mitose eine mehr kugelige Gestalt annehmen, blieb bisher nicht recht erklärbar, bis ich fand, dass bei dieser Erscheinung Druckdifferenzen im Spiele sind, die ich kurz als den „mitotischen Druck“ bezeichnet habe. Bisher fehlte es an geeigneten Objekten für derartige Untersuchungen. Denn an in flüssigen Medien frei lebenden Zellen ist es selbstverständlich sehr schwierig zu entscheiden, ob im Innern der Zelle während der Mitose der Druck steigt. Ebenso bieten Zellen in Verbänden für die Untersuchung Schwierigkeiten, weil hier der Gegendruck der benachbarten Zellen und der Gewebssäfte die Beobachtung erheblich beschwert. Dagegen bieten die Endothelien der Blutkapillaren für die Untersuchung ein vortreffliches Objekt. Hier zeigte es sich, dass während der Mitose im Innern der Zelle ein ganz erheblicher Druck entsteht, dem höchstwahrscheinlich die in Mitose befindlichen Zellen ihren lange bekannten

Turgor verdanken. In den stark abgeplatteten Zellen der Blutkapillaren der Salamanderlarve schwillt der sich zur Teilung anschickende Kern an, den Zellenleib auftreibend und sich in die Lichtung der Kapillare hinein buchtend. Diese Auftreibung des Zellenleibes beginnt in der ersten Phase der Mitose, steigert sich erheblich zur Zeit als die Kernmembran sich aufzulösen anschickt und scheint erst mit der Schlussphase allmählich abzunehmen.

Dank der Grösse der Zellen der Salamanderlarve lässt sich die Grösse dieser Aufquellung, die dem im Innern der Zelle stattfindenden Druck direkt proportional sein dürfte, messen. Es zeigt sich, dass die Aufquellung und demnach der mitotische Druck am höchsten in der



a



b

Fig. 10.

a und *b*. Zwei Blutcapillaren des Salamanders, jede mit einer aufgequollenen Endothelzelle in Teilung, zur Demonstration des mitotischen Druckes, nach Reinke.

mittleren Phase der Mitose (Meta- oder besser Mesophase) ist und die der ruhenden Zelle um mehr als das Doppelte übertrifft. In beistehender Fig. 11 ist der mitotische Druck graphisch dargestellt und zwei weitere Fig. 10 a, b veranschaulichen derartige in Mitose befindliche Zellen. Dabei ist sehr charakteristisch der plötzliche Abfall des Drucks nach vollzogener Umordnung der Fäden am Übergang zur Anaphase. Dies entspricht den Beobachtungen Flemmings am lebenden Objekt, wonach dieser Übergang sich meist in wenigen Minuten vollzieht. Dagegen sind die Druckschwankungen, wie sie namentlich im Übergang von der Prophase zur Mesophase mit Sicherheit von Flemming ebenfalls am lebenden Objekt nachgewiesen werden, konnten in der graphischen Darstellung des mitotischen Drucks nicht berücksichtigt werden, weil bei Durchschnittsrechnungen derartige Schwankungen nicht zur Geltung

kommen. Es wäre von grosser Wichtigkeit, wenn man die wirkliche Grösse des mitotischen Drucks genau berechnen könnte. Den Minimalwert desselben würde man genau bestimmen können, wenn der Druck in den Kapillaren bekannt wäre. Allein einmal sind die Methoden zur Messung des Kapillarblutdrucks unsichere und sodann ist dieser selbst erheblichen temporären Schwankungen unterworfen. Man hat approximal den Blutdruck in den Kapillaren auf $^1/_3$—$^1/_7$ des Aortadruckes bestimmt. Danach würde dasselbe beim Kaninchen etwa 33 mm Hg, beim Frosch etwa 8 mm Hg. betragen. Bei der Salamanderlarve würde derselbe natürlich noch geringer sein. Es erklärt sich daher, dass ein irgendwie erheblicher Druck während der Mitose der Endothelzellen den Druck in der Lichtung der Kapillare überwindet. In den Präparaten lässt sich übrigens die Druckwirkung der Kapillare auf ihre Umgebung in verschiedener Weise feststellen. Erstens zeigen ruhende Kerne, die an der Basis einer soliden Kapillarsprosse liegen, an ihrer der Lichtung der Kapillare zugewandten Seite regelmässig eine tiefe Delle, die offenbar durch den Kapillardruck hervorgerufen wird. Es muss also der Druck an dieser Stelle in der Spitze der Kapillarlichtung grösser sein als der Turgor des ruhenden Endothelkerns, während derartige Kerne, sobald sie in Mitose treten, die Zellen auch an der Basis der Sprosse sofort ins Innere vorbuchten. Zweitens findet man häufig Kapillaren, welche über ruhende Bindegewebszellkerne hingewachsen sind und nun auf diese eine Druck ausüben. Derartige gedrückte Kerne reagieren unterschiedslos in der Weise, dass sie sich quer zur Achse der Kapillare verlängern und die Form des Quersacks annehmen. Dabei tritt alles Chromatin aus den protoplasmatischen Lininnetzen, die sich zu Fäden anordnen, aus der gedrückten Portion heraus und sammelt sich in den beiden druckfreien Enden auf jeder Seite der Kapillare. Auf diese Weise wird der gedrückte Teil des Kerns von Chromatin befreit und dementsprechend schwer färbbar. Aber auch der mitotische Druck macht sich hier und da an und in den Kapillaren direkt bemerkbar. So buchtet sich die der Mitose gegenüber liegende Wandung der Kapillare leicht ins Gewebe vor und die roten Blutkörperchen erleiden dadurch in ihrer Strömungsrichtung eine Abweichung. So kann es durch den mitotischen Druck falls die gegenüberliegende Wandung nicht entsprechend nachgiebt, sogar zur Verlegung des Innern, zur vorübergehenden Staunung kommen. Übrigens zeigen fast alle Zellen in Mitose auch eine aber nur geringe Ausbuchtung nach der Gewebsseite zu. Es dürfte der Gegendruck des angebenden Gewebes nicht so leicht wie der Druck innerhalb der Lichtung der Kapillare vom mitotischen Druck der Endothelzellen überwunden werden.

Das Zustandekommen des mitotischen Druckes dürfte wahrschein-

lich mit osmotischen Vorgängen zusammenhängen. Wir dürfen wohl die Kernmembran für eine semipermeable Membran ansehen, die für Flüssigkeiten durchgängig ist. Die Zwischensubstanz des Kerns dürfte eine diosmirende Substanz sein, welche durch Aufnahme von Flüssigkeit eine Lösung von hohem osmotischen Druck erzeugt Geht diese Kernmembran, wie bekannt im Beginn der Mitose, in Auflösung über und mischt sich die diosmirende Zwischensubstanz des Kerns mit der sich verflüssigenden Innensubstanz der Zelle, so übernimmt vermutlich die periphere Schicht des Zellenleibes die Rolle der semipermeablen Membran und dadurch wird die auffallende Aufquellung der ganzen Zelle, welche nichts anderes ist als der enorm gesteigerte Zellturgor, bedingt.

Eine solche Drucksteigerung innerhalb der Zelle kann aber unmöglich für das zarte Protoplasma der Zelle belanglos sein, vielmehr dürfen

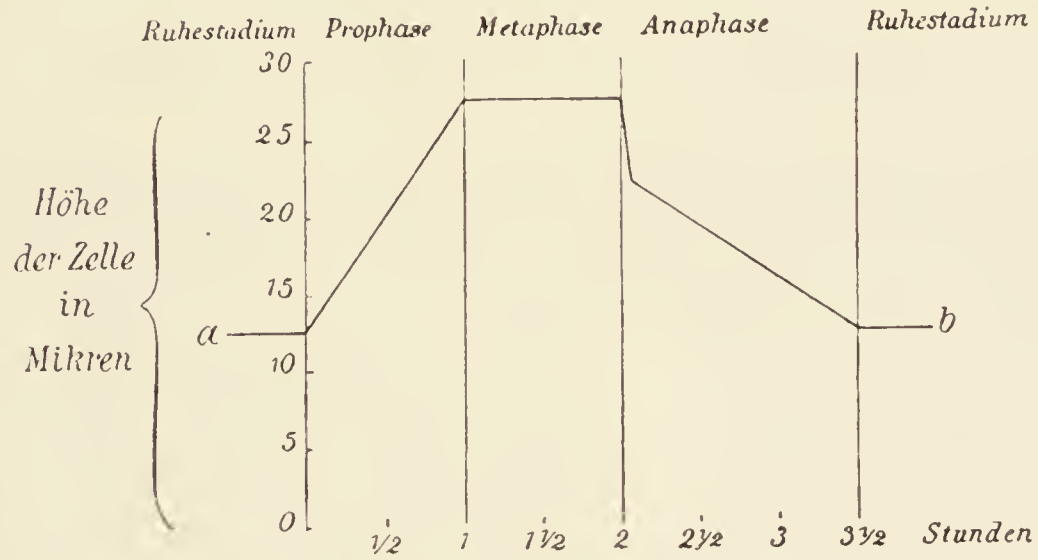


Fig. 11.

Graphische Darstellung des mitotischen Druckes während des Verlaufs einer Kernteilung nach Reinke.

wir a priori erwarten, dass es in der Zelle, während der Mitose, Vorrichtungen geben muss, die das Ertragen dieses Druckes ermöglichen. Nach meiner Meinung ist diese Vorrichtung in der gesamten achromatischen Struktur, Spindel nebst Polstrahlung zu suchen, so dass hiernach dieses gesamte Strukturbild eine funktionelle Struktur des Protoplasmas darstellt, welche nichts anderes ist als eine trajektorielle statische Protoplasmakonstruktion, die mit dem aufgewendeten Material, das Maximum an Druckfertigkeit zu leisten imstande ist.

Man hat sich vielfach mit der Deutung der Protoplasmastrahlungen, der Spindel und der zwischen den Centralkörperchen oder den Sphären einerseits und den Chromosomen andererseits ziehenden Fäden beschäftigt. Ohne Zweifel müssen dieselben, weil stets vorhanden, für die Mechanik der Mitose eine weittragende Bedeutung haben. In naiver Weise hat man dieselben mit kontraktilen Muskelfasern verglichen, sie als Zugfäden

angesprochen und sogar einem Teil derselben eine „stemmende“ Wirkung zusprechen wollen. Andererseits hatten Fol und viele andere Autoren nach ihnen die plasmatischen Doppelsterne mit magnetischen Kraftlinien

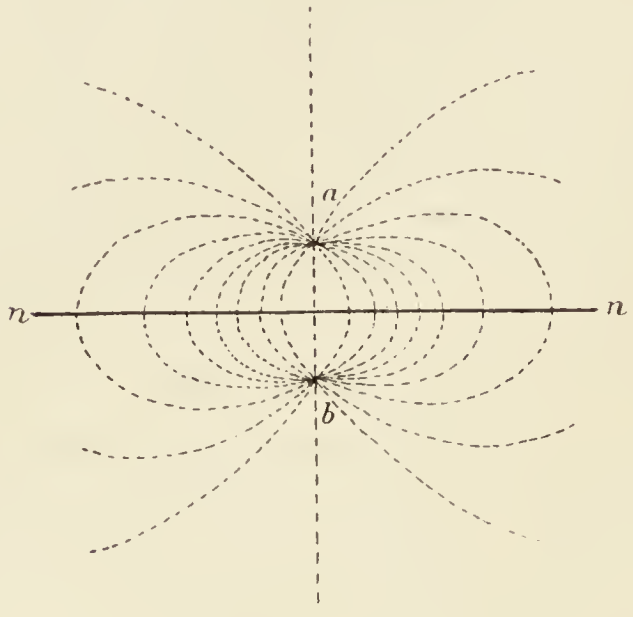


Fig. 12.

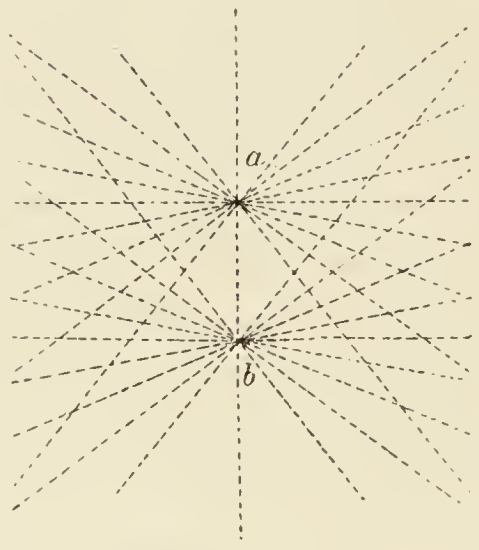


Fig. 13.

verglichen und die Mittelpunkte der Sterne als Anziehungscentren bezeichnet. Wenn nun auch letztere Autoren zweifellos bereits auf dem richtigen Wege waren, so ist es doch erst mir in letzter Zeit geglückt eine Deutung dieser Plasmastrahlungen anzubahnen, welche von einem viel allgemeineren Standpunkt ausgeht und welche nach meiner Meinung sehr viel befriedigender erscheint, als alle bisherigen Hypothesen. Auch ich vergleiche wie Fol die Plasmastrahlung mit magnetischen Kraftlinien, halte es aber nicht für notwendig, dass es sich in Wirklichkeit um magnetische oder elektrische Erscheinungen handle, sondern bin der Ansicht, dass das Wichtigere und allgemein Verständlichere dieser Beziehungen die Kraftlinien („Trajektorien“) sind.

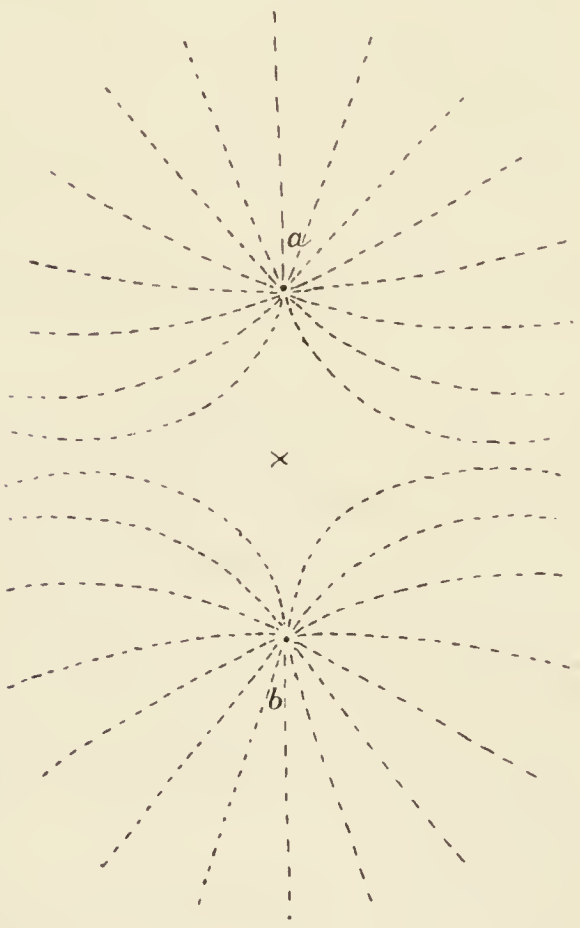


Fig. 14.

Zur Orientierung des Lesers gebe ich hier zunächst einige Diagramme elektrischer Kraftlinien (dies sind Richtungen stärkster Übertragung einer Kraft von Teil zu Teil in einem Körper = Trajektorien) und zwar erstens in Fig. 12 für die Kraftlinien zweier elektrischer Punkte mit den Ladungen + 10 und — 10, bei gleichzeitiger Wirkung. In

Fig. 13 sieht man die Kraftlinien derselben Punkte (gleiche Ladung ungleiches Vorzeichen), welche ungleichzeitig wirken. Beide nach ganz genauen Berechnungen des berühmten Physikers James Clark Maxwell. (Die Elektricität in elementarer Behandlung herausgegeben von W. Garnett, übersetzt von L. Grätz.) Fig. 14 endlich stellt die Kraftlinien dar zweier Centren mit gleich stark und gleichzeitig wirkender Ladung, aber gleichen Vorzeichen, eine Figur, welche ich den Arbeiten Gallardo's, eines begeisterten Anhängers der Folschen Lehre, entnehme. Fig. 15 giebt zum Vergleich die Strahlungen zweier Seeigeleier in Furchung, *a* mit Spindelbildung, *b* mit Durchkreuzung der Strahlen und dem zwischen den Centren noch mit Membran versehenen Kern im Knäuelstadium. Stadium *b* („Befruchtungsstrahlung") geht dem Stadium

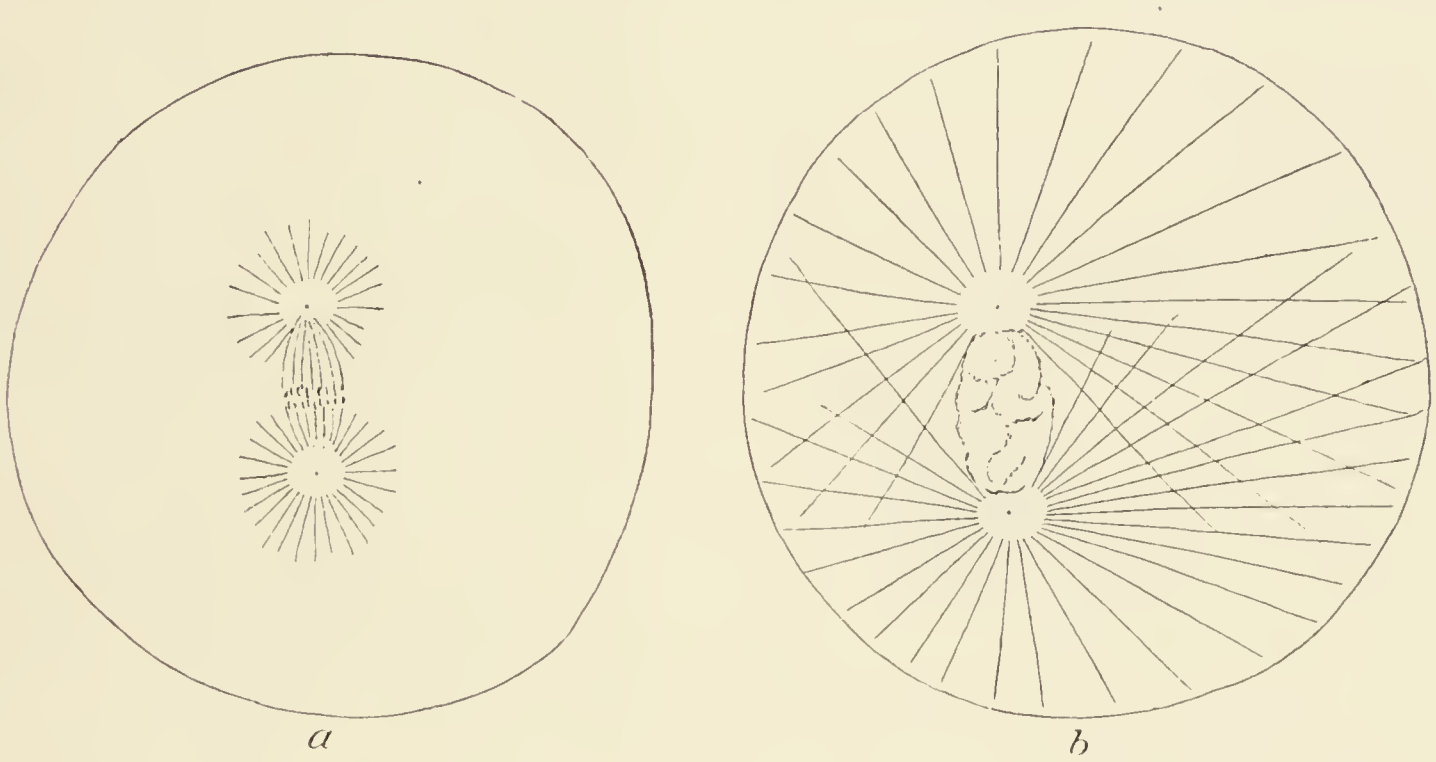


Fig. 15.

a („Teilungsstrahlung") voraus. Derartige Abbildungen finden sich vielfach in den Arbeiten der neuern Autoren, so namentlich bei Kostanecki, Rhumbler, Carnoy und Lebrun u. s. w. Ja fast allen neueren Arbeiten über sich furchende Eier zeigen derartige Bilder in grosser Menge und dabei ist es namentlich nach Boveri etwas ganz Gewöhnliches, dass die einen Strahlen den andern etwas voraus sind, was auf eine ungleichzeitige, etwas intermittierende Wirkung schliessen lässt, so dass das eine Centrum in seiner Wirkung den andern etwas vor gehen. Sprechen diese auffallenden und überaus merkwürdigen Übereinstimmungen der Kraftliniendiagramme mit den bekannten Figuren der Plasmastrahlungen in den Eizellen schon durchaus zu Gunsten der Fol'schen Auffassung, so kann ich noch einen weiteren Beleg liefern, der, wie mir scheint, ausserordentlich für die trajektorielle Natur der Zellstrahlungen spricht.

Die angeführten Diagramme stellen stets Kraftlinien dar, die von gleich starken Centren gebildet werden. Es muss demnach angenommen werden, dass auch die beiden Centren der Zellen gleich gross sind, wie wenn man weiter variieren könnte und Figuren zum Vergleich heranzöge, deren Centren ungleich stark sind? Ich bin thatsächlich in der angenehmen Lage dies thun zu können.

In Fig. 16 und Fig. 17 gebe ich wieder nach Maxwell die Diagramme zweier Kraftpaare, von denen sich das erste in Fig. 16 wie 4 : 1, während das zweite in Fig. 17 sich verhält wie 5 : 3. Das Charakteristische in diesen Figuren gegenüber der Fig. 12 sind folgende drei Punkte. Erstens: die Strahlung ist am stärkeren Centrum (*a*) viel bedeutender als am schwächeren Centrum (*b*). Zweitens: Die Spindel

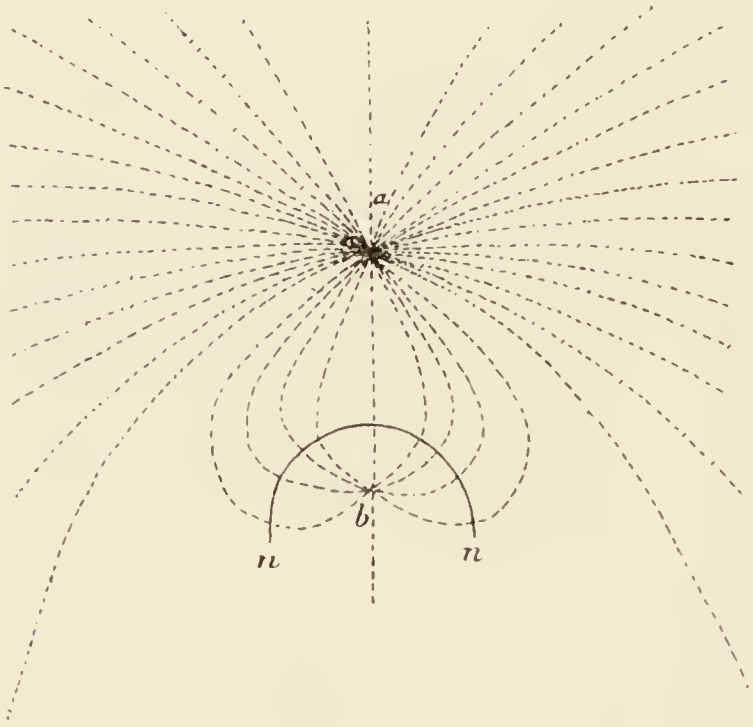


Fig. 16.

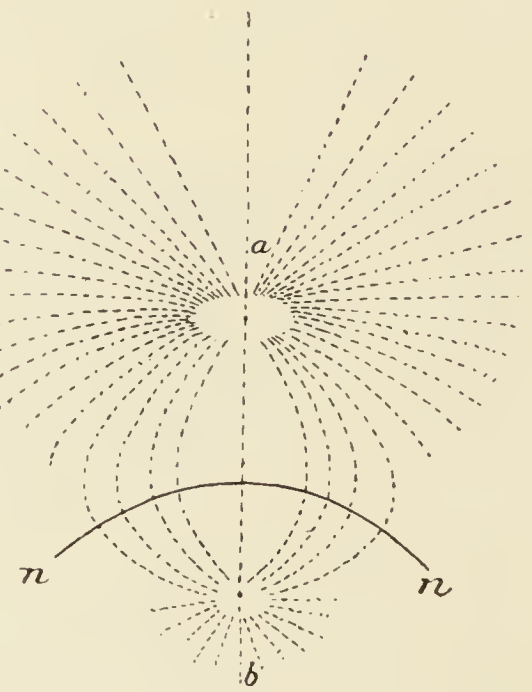


Fig. 17.

erscheint am stärkeren Centrum (*a*) mehr verjüngt, am schwächeren Centrum (*b*) mehr verbreitert, sie ist also inäqual-bipolar symmetrisch gebaut. Drittens: die Gleichgewichtsfläche (symmetrische oder neutrale Fläche), in welcher sich die Linien der Spindelhälften vereinigen, ist dem schwächeren Centrum zu konkav gekrümmt. Sie bildet eine Kugelschale, deren Konkavität dem schwächeren Centrum zugewandt ist. Diese charakteristische Krümmung nimmt zu mit der Grössendifferenz der Centren. Sie ist in Fig. 16, wo sich die Kräfte verhalten wie 4 : 1, stärker als in Fig. 17, wo sich dieselben wie 5 : 3 verhalten. Ausserdem ist die Länge des Abstandes des stärkeren Centrums *a* von der Gleichgewichtsfläche nn bedeutend grösser als die Länge des Abstandes des schwächeren Centrums *b* von nn. Mit anderen Worten: zum stärkern Kräftecentrum gehört ein grösserer Spindelteil als zum schwächeren Kräftecentrum. In Fig. 18 gebe ich die Abbildung einer Mitose aus

einem Flächenpräparat (kein Schnitt!) des Bindegewebes einer rasch wachsenden Salamanderlarve. Es ist eine ganz flache Zelle, die abgeplattete Spindel liegt genau parallel mit der Ebene des Objektträgers, so dass die beiden Centren nebst Strahlungen bei ein und derselben Einstellung deutlich zu sehen sind. Fixierung und Färbung des Präparats erscheinen tadellos. Die Figur ist mit dem Zeichenapparat gezeichnet. Diese Art Zellen gehören zu den Syncytien im Sinne von W. His, nämlich Plasmagebilden, in denen die einzelnen Gebiete, wenigstens während der Mitose, unterscheidbar aber nicht abgegrenzt sind, wie wir sie im Bindegewebe so vielfach finden. Die Mitose selbst ist eine Äquatorialplatte oder Mesophase, welche dadurch charakterisiert wird, dass die Chromosomen mit ihren Scheiteln (noch als Doppelschleifen) sich im Äquator der Spindel einstellen. Es ist dies das Höhestadium der Mitose. Dasselbe ist, wie oben dargethan, von beträchtlicher Zeitdauer und stellt gewissermassen einen Ruhepunkt in der Flucht der mitotischen Erscheinung dar.

Fig. 18.

Das vorliegende Präparat zeigt aber bedeutende und sehr wichtige Unterschiede von einer gewöhnlichen Mitose in der Mesophase. Diese Abweichungen beziehen sich auf folgende drei Punkte:

Erstens sind die Polstrahlungen ganz ungleich entwickelt, zu dem einen Centralkörperchen gehört eine beträchtliche, schön und regelmässig ausgebildete Strahlung, am anderen Centralkörperchen finden sich nur wenige kurze Strahlen, gleichsam nur die Andeutung einer Polstrahlung. Zweitens: Die zur grösseren Strahlung gehörige Spindelhälfte ist länger ausgezogen und läuft spitzig zu, während die zur schwächeren Strahlung gehörige Spindelhälfte breiter und kürzer gestaltet ist. Wir haben es demnach mit einer inäqual-bipolaren symmetrischen Figur zu thun. Drittens: Der Ring der Chromosomen ist inäqual gestellt, indem er von den Centralkörperchen mit der grösseren Strahlung abgerückt erscheint. Dabei sind die Schleifen der Chromosomen so viel stärker gegen das Centralkörperchen gebogen, dass eine durch den ganzen Chromosomenkomplex hindurchgelegte Symmetriefläche nicht wie sonst eine Ebene, sondern eine gegen *b* konkav gekrümmte Kugelfläche darstellt.

Es genügt einen vergleichenden Blick auf Fig. 17 des von Maxwell

berechneten Diagramms zweier elektrischer Centren vor der Ladung $a = +5$ und $b = -3$ zu thun, um sogleich zu bemerken, dass beide Figuren eine verblüffende Ähnlichkeit haben, die noch auffallender wird, wenn man Fig. 17 durchgepaust auf Fig. 18 legt, da sich dann die äusseren Spindeltrajektorien der Fig. 17 mit dem Umriss des Chromosomenkomplexes im wesentlichen decken, die inneren Trajektorien aber mit denen der Spindel. Ausserdem ist die Krümmung der Gleichgewichtsfläche die gleiche. Man wird danach mit Wahrscheinlichkeit sagen können, dass auch in Fig. 18 also im Präparat, die Kräfte sich verhalten wie 5 : 3.

Die Sache lässt sich noch weiter treiben. Es fragt sich, wie wird diese inäquale Mitose weiter verlaufen. Dies lässt sich nach meinen Präparaten dahin beantworten, dass es wahrscheinlich zu einer inäqualen Teilung der Chromosomen kommt und zwar ohne Trennung der Doppelschleifen. Wenigstens finden sich Bilder wie Fig. 19. Es sind dies zwei getrennte Tochterchromosomengruppen. Zu dem einen Centralkörperchen gehören 15 Doppelschleifen, zum anderen nur 9 Doppelschleifen. Es hat sich hier also der Kern mit seinen ursprünglich 24 Doppelschleifen inäqual geteilt. 15 : 9 ist aber gleich 5 : 3, also genau wie vorhin in Fig. 17 und in Fig. 18. Diese Chromosomen lassen sich im Präparat noch deutlicher übersehen und zählen als in der Zeichnung, wo sie sich teilweise decken. Der Umstand, dass die Doppelschleifen, ohne sich zu spalten, einfach im Verhältnis von 5 : 3 auseinandergerückt sind, ist sehr merkwürdig. Auffällig ist, dass einige Chromosomen sehr kurz und in der Mitte wie durchgeschnürt erscheinen. Im Präparat lassen sich alle deutlich als Doppelfäden erkennen. Wir können demnach zusammenfassend sagen:

Fig. 19.

1. Die Plasmastrahlungen der Mitose decken sich mit den Trajektorien elektrischer Kräftepaare aufs genaueste auch in den Varietäten und es muss deshalb eine trajektorielle Natur der Strahlungen anerkannt werden.

2. Während der Mesophase liegen die Scheitel der Chromosomen in der „Gleichgewichtsfläche“.

3. Die Kräftecentren der regelrechten Mitose sind gleich stark

aber mit entgegengesetzten Vorzeichen. Sie können gleichzeitig oder ungleichzeitig (intermittierend) wirken.

4. Es giebt in seltenen Fällen Mitosen mit ungleich starken Kräftecentren und entgegengesetzten Vorzeichen. In diesem Fall bildet die „Gleichgewichtsfläche“ eine Kugelschale. Diese Stärkedifferenz der Kräftecentren führt zu keiner regelrechten, sondern zu einer inäqualen Teilung der Chromosomen (ohne Längsspaltung), deren Zahl direkt proportional der Differenz der Kräftecentren ist.

Schon hier sei bemerkt, dass wir unter Trajektorien, die Übertragungsrichtungen *κατ' ἐξοχήν* einer Kraft von Teil zu Teil in einem Körper verstehen (W. Roux). Bei elektrischen Kräften bezeichnen wir diese Kraftlinien speziell als Induktionslinien (Faraday). Solche Trajektorien brauchen aber keineswegs nur durch elektrische oder magnetische Kräfte hervorgebracht zu werden, sondern wie bekannt, erzeugen Spannkräfte in einem Körper ebenfalls Kraftlinien. Nach den Arten der Spannungen können wir z. B. Zugtrajektorien, Drucktrajektorien und Schubtrajektorien unterscheiden. Es ist selbstverständlich, dass derartige Druck- und Zugtrajektorien selbst weder ziehen noch drücken! Der Sinn ihrer Anwendung bei organischen Substanzen wie in der Technik ist der, dass ein Körper, welcher Druck- oder Zugkräften Widerstand leisten soll, also auf Kompression und Dehnung in Anspruch genommen werden soll, bei Einhaltung einer gewissen äusseren Gestalt und Umfang in haushälterischer Weise mit einem Minimum von Material gebaut werde. Diese Konstruktion kann also nur dort angewandt werden, wo man mit einer geringeren Tragfähigkeit auskommt, als sie eine kompakte Masse des gleichen Materials bei gleichem Umfange gewährt. Wir verfahren bei den einfachsten Gebrauchsgegenständen ebenso. Wir stellen einen Tisch, einen Stuhl auf nur vier senkrechte Beine, indem diese den Anforderungen ebenso genügen, als wie ein massiver Block, der eine Verschwendung von Tragfertigkeit darstellen würde. Es kommt der Natur, wie den menschlichen Konstruktionen stets darauf an, die nötige Widerstandskraft mit dem Minimum an Material oder mit dem verwandten Material das Minimum an Leistung hervorzubringen. Es handelt sich nach W. Roux um ein Minimum-Maximum-Prinzip der Konstruktion. Dabei sind die Figuren, welche man bei Anwendung von gleichen Zug- oder Druckkräften erhält, sehr ähnlich den Kraftliniensystemen eines elektrischen Kräftepaares. Wir werden später bei Besprechung der Knochenstruktur sehen, dass die Richtungen der Maschen der Spongiosa den beiden Richtungen des stärksten Druckes und Zuges entsprechen, indem die primären Drucktrajektorien rechtwinklig gekreuzt werden von sekundären Zugtrajektorien, wobei aber der sekundäre Zug nur $^1/_3$—$^1/_2$ der Grösse

des primären Druckes beträgt. Nach Roux entwickelt sich diese Struktur der Knochenspongiosa in der Weise, dass der von aussen wirkende Druck und Zug, sei es das Körpergewicht, sei es der Muskeldruck, einen funktionellen Reiz auf die lebende Knochensubstanz ausüben, die dort, wo dieser Reiz am stärksten einwirkt, sich erhält, während sie dort, wo dieser Reiz nicht, oder zu schwach wirkt, schwindet. Dazu kommt, dass, wenn die den Trajektorien entsprechenden Richtungen genügend fest durch Knochensubstanz ausgebildet sind, sie den anderen Richtungen den Druck entziehen.

Übertragen wir diese Erfahrungen an der Knochenspongiosa auf das Plasma der Zelle, so werden wir ohne Zwang zu der Anschauung gelangen, dass die uns noch unbekannten Kräftewirkungen der Centralkörperchen, welche mit den Spermien bei der Befruchtung in die Eizelle gelangt sind und sich dann durch Zweiteilung auf alle Gewebszellen fortgepflanzt haben, auf das Plasma des Kerns und des Zellenleibes einen funktionellen Reiz ausüben, welchen dasselbe zwingt, in bestimmter Richtung, nämlich der Richtung stärkster Übertragung, also unseren Trajektorien, sich anzuordnen. So wird die von dem Kräftepaar der Centralkörperchen beherrschte morphoplasmatische Substanz gezwungen, sich in die Gestalt der Trajektorien umzuformen, während dazwischen nur der Kern- und Zellsaft, das Hyaloplasma bleibt.

Über die Art der Kräfte, welche von den Centralkörperchen ausgehen, wissen wir noch nichts Sicheres. An und für sich, nach der ganzen Konfiguration der Trajektorien, könnten es ebenso gut Zug- wie Druckkräfte, oder elektrische und magnetische Kräfte sein. Allein da die Wirkung von so winzigen Körpern, wie die Centralkörperchen sind (die grossen Centrosomen Boveri's sind ja nur eine etwas anders beschaffene Innenportion der Sphären), so ist kaum an Zugkraft, noch weniger an Druckkraft zu denken, dagegen scheint man zunächst mit elektrischen Kräften am weitesten zu kommen. Der eine stichhaltige Einwand hiergegen ist wohl der, dass, da das Kräftepaar sicher entgegengesetzte Vorzeichen haben muss, nicht so ohne weiteres im Auseinanderrücken der Centren vorstellbar wird. Betrachtet man die Sache so, dass die lebende Substanz, durch das Kräftepaar in Reizzustand versetzt, sich zwischen diese einschiebend zur Spindel anwächst, so wäre eine solche Vorstellung wohl annehmbar, indem es sich dann um eine Art von Expansionsvorgang handelte. Allein ein Umstand, der elektrische oder magnetische Kräfte wohl ausschliesst, ist das Vorkommen von tripolaren und multipolaren Mitosen, da hier die Entstehung der drei- und vierpoligen Spindel durch nur zwei Arten der Elektricität, wie sie die Physik bisher kennt, nicht erklärbar wäre.

Sehen wir von der Art der im Spiele wirkenden Kraft ab, so

stellt sich die Bildung der Polstrahlungen und der chromatischen Spindel als ein Vorgang heraus, der lediglich durch die Centralkörperchen und das Morphoplasma des Zellenleibes und des Kernes, also des Cyto- und des Karioplasmas hervorgebracht wird, und wie es scheint, zunächst ganz unabhängig von Chromatin des Kernes ist. Auch ohne das Chromatin des Kernes würden wir vermutlich dieselben Erscheinungen in der sich zur Teilung anschickenden Zelle haben. Nun fragt es sich aber, wie kommt es, dass die Schleifen der Chromosomen mit ihren Scheiteln gerade in der „Gleichgewichtsfläche“ verankert werden, ein Vorgang der stets, seien die Kräftepaare gleich oder ungleich stark, eintritt. Wir müssen uns erinnern, dass die Chromosomen, welche ja im Morphoplasma des Kernes eingebettet liegen, durch jene Fasern, welche der von den Centralkörperchen gesetzte Reiz herausbildete, ohne weiteres mit diesen verbunden werden. Die Länge dieser Fäden wird durch die Stärke der Centren bedingt. Mit dem Moment, wo die Centralspindel voll ausgebildet ist, werden demnach auch die Chromosomen die Gleichgewichtslage annehmen. Jedes Lageverhältnis ausserhalb der Gleichgewichtslage wird auf die lebende Fädenverbindung zwischen Chromosomen und Centralkörperchen einen Zug ausüben, dem die lebende Substanz der Fäden so schnell wie möglich zu entgehen suchen wird durch Kräfte, die eben in der lebenden Substanz als solchen zu suchen sind.

So stellt denn das ganze protoplasmatisch trajektorielle Gebilde in erster Linie eine Art von Zellskelet dar, welches durch seine Druckfestigkeit wohl geeignet erscheint, dem oben erwähnten, wahrscheinlich durch Osmose entstehenden mitotischen Druck ein Gegengewicht zu bieten, ein Gegengewicht, das sofort verschwindet beim Erlöschen der Kräftewirkung der Centren. Zwar wird das Morphoplasma, diese ihr durch den Einfluss der Centren aufgeprägte Gestaltung noch einige Zeit beibehalten, aber bald werden die Fäden jetzt durch den mitotischen Druck auseinandergedrängt werden, ohne wesentlichen Widerstand leisten zu können, wie wir das nach Teilung der Mutterchromosomen in die Tochterchromosomen bei fast allen Zellenarten beobachten können. Hier sehen wir dann auch die viel schwächeren queren Verbindungen der Spindelfäden, welche diese offenbar in senkrechte Richtung verknüpft haben und so die statische Konstruktion vervollständigten. Der Transport der Chromosomen hat mit der trajektoriellen Struktur im Sinne etwa einer von diesen Fäden ausgeübten Zug- oder Druckbildung sicher nichts zu thun. Dies durch die Kraft der Centralkörperchen aufgebaute Strukturbild stellt dagegen ein Grundplan des plasmatischen Baues dar, innerhalb dessen die lebenden Teile des Plasmas sich in bestimmter Richtung zu verschieben mögen und was darin das lebende

Protoplasma alles vermag, das haben wir ja an den Zellen des Kürbis zur Genüge kennen gelernt. Bei dieser Verschiebung innerhalb der gegebenen Protoplasmastruktur handelt es sich offenbar wiederum um höchst komplizierte Prozesse, deren Vorkommen wir ohne weitere Erklärungsmöglichkeit hinnehmen müssen. Die statisch trajektorielle Natur der Plasmastrahlungen gilt aber nur für die Mesophase, den Höhepunkt der Mitose, während alle vorhergehenden Stadien, den allmählichen Aufbau dieser statischen Struktur vorbereiten, während die nachfolgenden Stadien die statischen Trajektorien, welche jetzt ihren Zweck erfüllt haben, wieder abbrechen und auflösen, so dass wir es vor und nach der Mesophase, mit dynamischen Vorgängen zu thun haben.

Bedeutung der mitotischen Kernteilung und die Funktion des Zellkerns.

Trotzdem der Zellkern ganz allgemein ein konstanter Bestandteil jeder Zelle ist, sind wir über seine Funktion im Einzelnen keineswegs im Klaren, wenn wir auch soviel sicher wissen, dass derselbe für das Leben der Zellen eine wichtige Rolle spielt. Ausser bei der Zelltheilung ist der Kern zum Beispiel auch bei der Regeneration beteiligt und man hat die Hypothese aufgestellt, dass das Chromatin des Kerns der Träger der Vererbung sei. Wenn auch manches zu Gunsten dieser Hypothese spricht, so müssen wir uns doch klar machen, dass der stringente Beweis hierfür bisher noch fehlt. Auch bei der Sekretion ist der Kern beteiligt. Experimentell ist nachgewiesen, dass kernlose Plasmateile, die sicher noch längere Zeit lebten, nicht mehr im stande waren, Stoffe, wie Cellulose, kohlensauren Kalk oder Schleim, je nach der Zellenart, von der sie stammen, zu produzieren. Während der Sekretion kann man vielfach am Kern bedeutende morphologische Veränderungen in seiner Lage, seiner Form und seiner Struktur nach wahrnehmen. So hat Korschelt Lageveränderungen der Zellkerne während des Sekretionsvorganges in gewissen Zellen von Insekten beschrieben. Hier liegen die Kerne während der Sekretion unmittelbar an der dem Ei zugekehrten Oberfläche, um im Zustand der Ruhe wieder in die Mitte der Zelle zu rücken. Strukturveränderungen der Kerne wurden bei der Sekretion der Speicheldrüsen beobachtet. Meves hat kürzlich darüber Untersuchungen angestellt, ob der Sekretionsvorgang bei eintretender Teilung des Kerns und der Zelle eine Unterbrechung erfährt oder ob er in unveränderter Weise fortgeht. Meves fand an gewissen Zellen der Harnkanälchen der Salamanderlarve, dass das Verhältnis so ist, dass im Anfang der Kernteilung zunächst überhaupt keine Änderungen im Sekretionsvorgang eintreten, die Sekretion also keineswegs beim Eintreten der Mitose

plötzlich stillsteht, sondern, dass erst im Stadium des Muttersterns die Sekretproduktion nachlässt, im Stadium des Doppelsterns, also noch vordem das Chromatin der Kerne vollständig zum Ruhezustand zurückgekehrt ist, ist die Zelle schon wieder im stande ihre secernierende Funktion auszuüben. Gegenüber diesen spärlichen positiven Kenntnissen über die Funktion des Kerns finden wir hypothetische Erörterungen über die Bedeutung der Vorgänge der Mitose, welche zugleich Streiflichter auf die Bedeutung des Kerns werfen in reichlicher Zahl. Von diesen erscheinen mir besonders die von W. Roux angestellten Betrachtungen über die indirekte Kernteilung massgebend zu sein und so werde ich im folgenden diese Roux'schen Ansichten in den Hauptzügen wiedergeben.

Das weitläufige Formspiel, durch welches in der Mitose der einfache Kern in zwei Hälften zerlegt wird und welches soviel Zeit und Kraft beansprucht, muss nach Roux einen sehr evidenten Nutzen haben, sonst könnte es nicht bei allen Zellen als elementarer Vorgang vorkommen und würde überhaupt nicht allmählich gezüchtet und erhalten worden sein. Die Mitose muss in viel höherem Masse den biologischen Bedürfnissen entsprechen, als der Zeit, Kraft und Struktur sparende Vorgang der direkten Halbierung des Kerns. Wenn der Zweck der Kernteilung bloss eine einfache Halbierung der Masse des Kerns und ihre räumliche Trennung, so würde die Mitose hierzu unzweckmässig erscheinen, weil sie einen bedeutenden Umweg macht. Es ist deshalb, a priori wahrscheinlich, dass es sich bei der mitotischen Kernteilung nicht um eine beliebige Halbierung der Kernmasse, sondern um eine bestimmte qualitative Sonderung der Kernsubstanzen handelt. Roux definiert den Zweck der mitotischen Teilung so, dass nach ihm die Kernteilungsfiguren Mechanismen sind, welche in Thätigkeit versetzt es ermöglichen, den Kern nicht bloss seiner Masse nach, sondern auch der Masse und Beschaffenheit seiner einzelnen Qualitäten nach, gleich oder in bestimmter Weise ungleich zu teilen. Dabei ist das Wesentliche an der Mitose die Halbierung der Mutterkörner. Alle übrigen Vorgänge haben nur den Zweck von den durch diese Teilung entstandenen Tochterkörnern desselben Mutterkorns immer je eines in das Centrum der einen, das andere in das Centrum der anderen Tochterzelle sicher überzuführen.

Die indirekte Teilung zerfällt nach der Roux'schen Auffassung wesentlich in zwei Hauptakte, nämlich in die molekulare Teilung, die Teilung der Mutterkörner, welche letzteren erst durch die Vorbereitungsstufe der Materialzerkleinerung herzustellen sind, und zweitens in die Massensonderung, welche den Zweck hat, von je zwei verschwisterten Tochterkörnchen immer je eines auf je eine Seite zu schaffen;

zugleich dasjenige Moment, welches hauptsächlich den ganzen sichtbaren Mechanismus der Kernteilungsfiguren nötig macht. Normalerweise werden daher, wie es allgemein bestätigt wird, nie dem Mutterfaden entstammende Tochterfäden auf dieselbe Seite kommen, sondern stets auf beide Seiten verteilt werden, denn ohne diese Einrichtung würde der Zweck der Molekularteilung des Chromatins wieder aufgehoben und demnach überflüssig werden. Ausserdem ist es nötig, dass der Kern eine ungemeine Mannigfaltigkeit an Qualitäten besitzt. Zellleib und Zellkern sind als chemisch-physikalische Einrichtungen, als thätige Fabriken von so hoher Kompliziertheit, dass man sie nicht einfach in der Mitte auseinander schneiden kann, um zwei solcher Fabriken zu erhalten. Sondern zu letzterem Zweck muss von jedem gesondert fungierenden Teil eine Verdoppelung hergestellt werden und diese identischen Teile müssen dann nach den neuen Anlageorten translociert und entsprechend mit den zugehörigen Teilen vereinigt werden.

Der Umstand, dass für die Kernteilung so komplizierte Einrichtungen zur qualitativen Teilung getroffen sind, welche für den Zellleib fehlen, lässt schliessen, dass der Zellleib in viel höherem Masse durch Wiederholung gleichbeschaffener Teile gebildet wird als der Kern und daraus folgert Roux weiter, dass für die Entwickelung des Embryo, sowie vielleicht für das Regenerationsvermögen der niederen Tiere, der Kern wichtiger ist als der Zellleib, was, wie wir weiter unten sehen werden, den Vorgängen bei der Befruchtung entspricht.

Die mechanischen Bedingungen, welche an einen Mechanismus gestellt werden, welcher sowohl zur Halbierung der Masse jeder einzelnen Qualität als auch zu jeder anderen bestimmten Teilung der Qualitäten dienen soll, erörtert Roux bei Besprechung dieses Gegenstandes in eingehender Weise. Bei jeder Art bestimmter Qualitätenteilung muss stets die ganze Masse vorher in eine der Zahl der Qualitäten entsprechende Anzahl Teile zerlegt werden; dazu kommen dann noch Vorrichtungen, die dafür sorgen, dass nach der Halbierung dieser Mutterteile jeder der beiden Tochterteile auf die richtige Seite und an den richtigen Ort gebracht werden. Nach welchem Prinzip sich dabei die Qualitäten selber sondern, hängt lediglich von den inneren Vorgängen bei der Halbierung der Mutterkörner ab, welche wir nicht beobachten können. Ja Roux ist der Ansicht, dass in der That die Natur dieser Sonderungen eine verschiedene sein kann. Vermutlich wird bei der ersten Furchung nicht bloss das Material des Eiprotoplasmas sondern auch des Kernes in gleiche Qualitäten geteilt, dagegen bei der zweiten Teilung auch das Kernmaterial qualitativ ungleich zerlegt.

Was nun die Vorrichtungen angeht, welche dazu dienen, ein Substanzgemenge zu halbieren und zwar nicht bloss der Totalmasse nach,

sondern auch der Masse jeder einzelnen Qualität nach innerhalb eines geschlossenen Raumes und allein durch die Kräfte des betreffenden Materials selber, so sind dazu eine komplizierte Anzahl von Vorgängen nötig, welche am einfachsten zum Ziele führen und welche die Erreichung des beabsichtigten Zweckes auch von aussen eintretenden geringen Störungen sichern.

Zunächst nimmt Roux den einfachen Fall qualitativer Halbierung an, dass in einem zu teilenden Gemenge von jeder Qualität so viel Substanz vorhanden ist, dass sie gleichmässig in der ganzen übrigen Substanz verteilt werden kann und dass eine solche gleichmässige Vermengung aller Bestandteile unter einander nicht durch gegenseitige Beeinflussung zur Alteration und Dekomposition der Qualitäten führt. In diesem einfachen Fall ist es leicht ein Gemenge verschiedener Substanzen derartig zu halbieren, dass in jeder Hälfte auch die Hälfte von jeder vorhandenen Substanz sich findet.

Ist aber von jeder Substanz nur so wenig vorhanden, dass sie höchstens selber nur in eine ganz geringe Anzahl gleichartiger Teile teilbar ist, oder wird eine beliebige Vermischung der Qualitäten nicht ohne Alteration derselben vertragen, so wird das Problem der Halbierung der ganzen Masse unter Halbierung der Masse auch jeder einzelnen Qualität ein schwieriges. Die Lösung des Problems wird dadurch erleichtert, dass die Masse des ganzen zu teilenden Gebildes klein und die Anzahl der der Menge nach zu halbierenden Qualitäten gering ist, denn unter diesen Umständen ist es leichter eine gleichartige Mischung so herzustellen, dass jede Qualität mit immer nur wenigen anderen Qualitäten in Berührung kommt. Um dies zu erreichen, zerlegen wir allmählich die zu teilende Masse in immer kleinere Portionen. Wird diese mechanische Zerlegung so weit fortgesetzt, dass ebensoviel und noch mehr Teilstücke als Qualitäten in der ganzen Masse vorhanden sind, und halbieren wir nun genau der Masse nach jedes Stück und legen die eine Hälfte jedes Stückes auf die eine, die andere auf die andere Seite, so wird die Summe aller Stücke der einen Seite nicht bloss an Masse, sondern auch an qualitativer und prozentiger Zusammensetzung der der anderen Seite ziemlich vollkommen gleichen. Die Teilung wird um so genauer, je mehr die Zahl der primären Teilstücke die der Qualitäten übertrifft. Die Halbierung der primären Teilstücke und die richtige Verteilung je einer dieser Hälften auf je eine der beiden Ablagerungsstätten kann nur durch bestimmte mechanische Vorrichtungen erreicht werden, da der Akt der Zerkleinerung des Materials der primären Teilung sich ohne äussere Hülfe von selber vollziehen muss. Am einfachsten für diesen Zweck wäre die Anordnung zu einer einschichtigen Platte, welche ihre beiden Oberflächen den künftigen Aufnahmeorten der

Teilprodukte zuwendet (Äquatorialplatte). Werden dann alle Körner, welche die Platte zusammensetzen, in Richtung der Platte halbiert, so kann es für die richtige Sonderung der Hälfte schon genügen, wenn nur immer die Hälften desselben Kornes die Fähigkeit haben, sich gegenseitig abzustossen; denn sie werden alsdann durch diese Abstossung richtig getrennt und tiefer in ihre künftigen Bezirke hineingetrieben werden. Noch sicherer wird dies geschehen, wenn sich in jedem dieser Bezirke ein Attraktionscentrum für diese Körner vorfindet, welches dieselben aktiv dem Centrum zuführt.

Um zu verhindern, dass Erschütterungen, die von aussen her auf das System störend einwirken und Unordnungen hervorrufen, welche veranlassen können, dass beide Hälften desselben Kornes auf dieselbe Seite gebracht werden, würde es genügen, wenn jedes noch ungeteilte Korn an zwei von den künftigen Anordnungscentren ausgehende Fächer gelegt ist, sodass nach der Teilung sofort jedes Halbierungskorn seinem Ziele zugeführt werden kann, wenn nur die Leitfäden selber nicht zerrissen und nicht von ihrem Centrum losgelöst werden. Zweckmässig wird es auch sein, wenn je zwei zusammengehörige Halbierungskörner auch nach ihrer Tennung von einander noch durch einen Faden verbunden bleiben, weil dadurch die beiderseitigen Leitfadenspindeln zu einem in sich geschlossenen Gebilde vereinigt werden und so eine grössere Stabilität erhalten.

Allerdings wird eine solche Einrichtung nur für den einfacheren Fall ausreichen, dass nur wenige und relativ grosse Kerne die Äquatorialplatte bilden. Schwieriger wird die Sicherheit der Führung jedes Halbierungskornes, wenn die Zahl der zu halbierenden Mutterkörner eine sehr grosse ist, sie selber aber sehr klein sind, oder gar wenn die Mutterkörner sich wegen zu grosser Zahl überhaupt nicht in dem für die Äquatorialplatte vorhandenen Raume zu einer einschichtigen Anordnung bringen lassen.

Im ersten Fall wird die Herstellung bei einschichtiger platter Anordnung erleichtert werden, wenn fortwährend straff ordnende Kräfte thätig sind; eine Kraft, welche die Einschichtigkeit der Körnerordnung herstellt und eine Kraft, welche die Zusammenfassung zur Platte bewirkt und erhält. Denken wir uns zunächst so führt Roux aus, die Körner seien durch eine Kraft fest zu einreihigen „Fäden“ angeordnet, wie man das z. B. an Korkkugeln, welche entgegengesetzt mit zwei magnetischen stählernen Heftzwecken besteckt und also polarisiert sind, leicht zur Anschauung bringen kann. Eine solche einreihige Anordnung ist sehr fest, sodass sie nach einer durch äussere Einflüsse hervorgerufenen Biegung sich bald wieder streckt, da sie nur im gestreckten Zustand im inneren Gleichgewicht sich befindet.

Werden diese Fäden, so führt Roux weiter aus, durch eine starke Centralkraft zusammengefasst, so ist mit diesen beiderlei Kräften eine sehr feste Anordnung hergestellt, und durch die Art der centralen Zusammenfassung kann die Anordnung der Fäden in der Äquatorialebene bedingt sein. Indem nun die Aufreihung der Mutterkörner zu Fäden sich bei der Teilnng der Körner auf die Tochterkörner überträgt und der Mutterfaden sich unter Erhaltung der Anordnung, der Länge nach in zwei Tochterfäden spaltet, so braucht ein aus Tausenden von Körnern gebildeter Tochterfaden nur einen einzigen Leitfaden, wodurch eine Verwirrung der Leitfäden die sonst zu tausenden vorhanden sein müssten, vorgebeugt wird und eine Ersparung an Material bewirkt, da die vielen Fäden, welche verhältnismässig kräftigen äusseren Fraktionen ausgesetzt wären, trotz der geringfügigen Last ziemlich kräftig sein müsste. Diese Vereinfachung steigert sich noch bedeutend ohne Nachteil für das Endziel, wenn immer zwei benachbarte Mutterfäden am centralen Ende in einander übergehen und sich so zu einer Schleife vereinigen. Diese Vereinigung von Fäden darf aber nur an derjenigen Seite sich finden, wo später die trennende Kraft eingreift, wäre sie dagegen an der entgegengesetzten Seite so würde es leicht zu Verschlingungen und Zerreissungen kommen. So leuchtet nach den Roux-schen Auseinandersetzungen der Nutzen einer Ordnung der Körner in Fäden und in Schleifen ein. Die Notwendigkeit der Anordnung des Materials zu einer Äquatorialplatte ist nicht unbedingt notwendig, allein sie bietet einen Vorteil für Leichtigkeit der Sonderung der Schleifen nach zwei entgegengesetzten Seiten.

Die Bildung der einzelnen Fäden, welche doppelt solang sind, wie der Radius des gegebenen Raumes kann einzeln vor sich gehen, doch ist es einfacher, dass zuerst ein einheitlicher Faden für das Ganze entsteht, welcher nachträglich in Stücke von der gehörigen Länge abgegliedert wird. Der einzige Faden muss, da er vielmal länger sein soll als der Durchmesser des vorhandenen Raumes, sich notwendig in Windungen legen und zwar giebt es verschiedene annähernde Gleichgewichtsfiguren, in welche der Faden infolge der Raumbeschränkung sich legen kann. Der Formen vollkommen inneren Gleichgewichts des Fadens würde es verschiedene geben, aber der Widerstand der Suspensionsflüssigkeit und der Mangel an äusserer und innerer Ruhe wird die Entstehung derselben verhindern. Der Faden wird sich daher zu einer ziemlich unregelmässigen Knäuel ballen. Beginnt die, später die einzelnen Segmente ordnende Centralkraft schon vor dem Eintritt der Segmentierung zu wirken, so werden die Windungen sich mehr oder weniger radiär mit ihren Schenkeln einstellen und so eine regelmässige Form bilden, welche man anfangs mit einem Kranze, später mit einem Stern vergleichen

kann. Dann allmählich werden die central gerichteten Umbiegungen sich immer mehr dem anziehenden Centrum nähern. Werden dann durch irgend eine Kraft die peripheren Teile der Schleifen durchgerissen, so ist damit der ganze Fadenstern in zweischenkelige Schleifen von der nötigen Länge und mit centraler Umbiegungsstelle zerlegt und damit diese wichtige Form hergestellt.

Somit haben wir durch diese auch im Sinne der allgemeinen Mechanik wertvollen Untersuchungen W. Roux's alle die wunderbaren Vorgänge der Kernteilung als durchaus zweckmässige erkennen gelernt.

Die Zellteilung.

Nach erfolgter Teilung des Kerns setzt die Teilung des Zellleibes ein und zwar geschieht die Durchschnürung derselben stets senkrecht zur Achse der achromatischen Spindel. Es hängt demnach die Lage der Teilungsebene von der Einstellung der achromatischen Spindel ab. Diese aber stellt sich in der Regel so ein, dass sie zwei Richtungen bevorzugt, nämlich einmal, und das ist der gewöhnlichste Fall, stellt sie sich mit ihrer Achse in die Richtung der grössten Protoplasmaanhäufung oder aber, allerdings seltener, gerade senkrecht dazu. Man kann also während der Mitose ohne weiteres sagen, in welcher Richtung die Zelle durchschnitten wird.

Die beiden Tochterzellen werden zunächst noch verbunden durch den zusammengerefften Rest der Spindel, in dessen Mitte ein (oder mehrere) scharf färbbares Körperchen, das Flemming'sche Zwischenkörperchen, sich findet. Dabei findet nach Ablauf der eigentlichen Mitose wie M. Heidenhain und Meves entdeckten, eine Verschiebung der Centralkörperchen statt, auch scheinen häufig Drehungen der Tochterzellen gegeneinander vorzukommen. Die schliessliche vollständige Trennung der Tochterzellen erfolgt oft erst viel später. Stets findet man rings der Durchschnürungsstelle des Zellleibes, die in Gestalt einer Furche entweder ringsum oder mehr einseitig sich bildet, eine Verdichtung des Protoplasmas.

In der Gewebszelle sind beide Tochterzellen der Grösse nach einander gleich, bei der Furchung der Eier jedoch kommt es sehr häufig zur Bildung ungleicher Teilungsprodukte, indem die eine Tochterzelle viel kleiner ist als die andere. Man bezeichnet die kleinere Tochterzelle als Mikromere.

Die Mechanik der Zellteilung ist noch nicht genügend aufgeklärt, so einfach sie auch auf den ersten Blick zu sein scheint. Auch hier hat man ähnlich wie bei der Bewegung der Chromosomen mit grosser Naivität die Protoplasmafäden als kontraktile und sogar als „stemmende“

Fasern angesprochen, ohne aber zu einem überzeugenden Resultat zu gelangen. Offenbar spielt hier ein Wachstum des Protoplasmas, welches sich namentlich am Kopf der Einschnürungsfurche zu einer Membran verdichtet, unzweifelhaft eine wichtige Rolle, und Rhumbler mag auf dem richtigen Wege sein, wenn er die Zusammenhäufung des Furchenkopfplasmas (z. B. am Ctenophorenei) und das Fortrücken derselben während der Furchung auf folgende Momente zurückführt: Die Entstehung einer Schnürfurche bei gleichbleibendem Zellinhalt einer kugeligen Eizelle aus rein mathematischen Gründen ist nach diesem Autor nur dann denkbar, wenn die Zellmembran bezw. Oberflächenschicht der Eizelle dabei ein „gesteigertes Wachstum“ erfährt. Bei dem Wachstum der Membran muss notwendig eine Verdichtung der Protoplasmamasse stattfinden, denn die Zellmembran ist zweifellos eine dichtere Substanz als das Protoplasma der Zelle. Die Protoplasmaverdichtung an der Einschnürungsfalte hat nach Rhumbler zugleich eine Protoplasmaanhäufung zur Folge, weil Protoplasmaverdichtung zugleich eine Zurückstossung der Einlagerungen (Dotterkörner beim Ei) bewirkt, sodass nur Protoplasma ohne Einlagerungen sich an der Wachstumsstelle des Furchenkopfs ansammeln kann. So bewirkt das Membranwachstum zugleich eine Zusammenziehung des Protoplasmas am Furchenkopf und eine Zugwirkung auf dieses Protoplasma, sodass es sich hier nicht um blosse Umlagerungserscheinungen handelt. Die Attraktionskraft des Furchenkopfes kann nicht nach allen Seiten hin gleich entwickelt sein, denn beim Vorrücken die Schnürfalte verliert der hinterwärtige neugebildete Membranteil natürlich seine Attraktionskraft, sobald er fertig gebildet ist, d. h. sobald keine Protoplasmateilchen mehr in ihn eintreten. So ist denn die Zahl der bei der Zellteilung wirkenden Faktoren durch das „Furchenkopfattraktionscentrum“ um einen weiteren vermehrt, leider ist damit aber die Mechanik dieses Vorgangs noch nicht erklärt.

Das M. Heidenhain'sche „Spannungsgesetz“ und seine Beziehungen zur Zellteilung.

M. Heidenhain hat eine cellular-mechanische Theorie aufgestellt, welche uns zum erstenmal seit der Entdeckung der Zelle den Weg zum Verständnis ihrer Mechanik zu bahnen scheint, von sehr hohem wissenschaftlichen Interesse ist und in einer Darstellung der allgemeinen Anatomie nicht übergangen werden kann. M. Heidenhain geht bei seinen Deduktionen von der in den letzten Jahren genau studierten Struktur der Leukocyten aus, welche namentlich im aktiven Zustand der Wanderung ein oder mehrere deutliche Centralkörperchen (Mikrocentren) und von diesen ausgehende Strahlung zeigen, die bald kürzer sind und schon im Plasma der Zelle endigen oder bis zur Peripherie

sich verfolgen lassen. Um die M. Heidenhain'sche Theorie zu verstehen, wird es am einfachsten sein sich an beistehenden Abbildungen über die Struktur der Leukocyten, wie wir sie mit unseren neuen Fixierungs- und Färbungsmethoden leicht zur Darstellung bringen, orientieren. Diese eigentümliche Struktur ist zuerst von Flemming und van der Stricht allerdings noch nicht in ganzer Ausdehnung beschrieben worden und später von M. Heidenhain, mir und anderen genauer studiert worden. Man vergleiche Fig. 6, Seite 72.

Fig. 20.

Centrierte Fädenstruktur der Leukocyten von Salamandra maculata. Vergrösserung: 2500. Mikrocentren verklumpt. Nach M. Heidenhain.

Den Nachweis dieser inneren Form der Leukocyten benutzt M. Heidenhain, um den Kräften nachzuspären, welche diese innere Form garantieren und wiederherstellen, wenn durch das Dazwischentreten amöboider Bewegung sekundäre Abänderungen erfolgen. Diese Kräfte, welche die Gestaltung der ruhenden Zelle beherrschen, greifen nach M. Heidenhain auch in den Gang der Mitose ein und tragen an ihrem Teil zum typischen Verlauf derselben bei.

Den Komplex der Centralkörperchen, von dem aus die Strahlungen

gehen, bezeichnet M. Heidenhain als das Mikrocentrum. Das ganze Mikrocentrum misst bei den Leukocyten meist weniger als 1 μ. Die dasselbe zusammensetzenden Centralkörper selber sind verschieden gross, ihre Form ist meist rein kugelig, häufig auch ellipsoidisch oder scheibenförmig. Sie sind spezifisch färbbar und enthalten demnach eine spezifische Materie, welche an anderen Orten in der Zelle nicht vorhanden ist. Ihre Neubildung findet nicht bloss während der Mitose, sondern auch während der Zellruhe statt, dabei sind die Centralkörper eines Mikrocentrums schon im Moment ihrer Entstehung ungleich gross, denn die Neubildung der Centralkörper geschieht durch Knospung, indem ein grösseres Muttercentralkörperchen an seiner Oberfläche ein ganz kleines Tochtercentralkörperchen abschnürt. Dies Körperchen besitzt die Fähigkeit zu assimilieren und zu wachsen, sodass die Grössendifferenzen der Centralkörper den Altersunterschieden derselben entsprechen. Während der Neubildung der Centralkörper entstehen primäre Centrodesmosen, indem Mutter- und Tochtercentralkörper bei ihrer Trennung von vornherein durch eine Brücke andersartiger Substanz untereinander verbunden bleiben. Centralspindelanlage und Centralkörperchen bilden mithin der Genese nach ein Ganzes. Dabei hat jedes solitäre Centralkörperchen die Fähigkeit sich selbständig zu einem Mikrocentrum fortentwickeln zu können. Die Mikrocentren verschiedener Zellindividuen tragen ein individuelles Gepräge an sich, welches durch die wechselnde Zahl und die wechselnden Grössenverhältnisse der in ihnen enthaltenen Centralkörper gegeben erscheint.

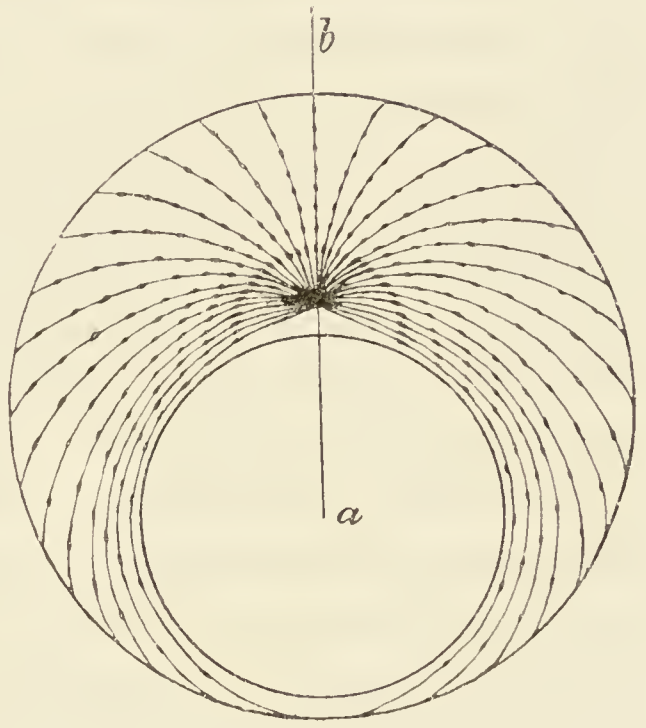


Fig. 21.

Innere Form des ruhenden Leukocyten, nach M. Heidenhain.

Bei Leukocyten finden wir nun eine sehr vollständige bleibende Centrierung des Cytomitoms gegen das Mikrocentrum hin. Dabei verlaufen die Zellenfäden grösstenteils von der Zellenperipherie her gegen das Mikrocentrum hin. Dabei finden sich auch Querverbindungen der Zellenfäden, welche aber mechanisch erst in zweiter Linie in Betracht kommen und deshalb nicht in das Schema Fig. 21 mit aufgenommen sind. M. Heidenhain hält dieselben ausserdem für plastischer, bildsamer Natur. Auch können sich durch Aneinanderreihung der Cytomikrosomen der Zellfäden durch wahre Querverbindungen Membranen bilden. Die queren Verbindungen der Fäden vergleicht M. Heidenhain mit

den Querverbindungen der quergestreiften Muskelfibrillen und er denkt sich die mechanische Bedeutung dieser die Fibrillenzüge im Muskel und in der Zelle quer überschreitenden Verbindungszüge als eine den Streckbandsystemen der Knochenspongiosa ähnliche Einrichtung. Kontrahiert sich die Muskelfaser, so wächst ihr Querschnitt und die queren Verbindungszüge müssen in Spannung geraten; hierdurch würde beim Kontraktionsakte ein seitliches Auseinanderfahren der Fibrillen verhindert werden. Somit würde die quere Verkuppelung die parallele Lage der Fibrillen und ihr Verbleiben in der grösstmöglichen Zugwirkung garantieren. Vom analogen Gesichtspunkt dürfte mit Wahrscheinlichkeit die mechanische Leistung der transversalen Verbindungen im Cytomitom beurteilt werden.

Nicht ausmachen lässt sich nach M. Heidenhain die allerdings mehr nebensächliche Frage, ob jeder einzelne organische Radius das Mikrocentrum erreicht oder ob immer mehrere auf ihren Verlauf gegen das Centrum hin zu einem einzigen zusammenfliessen, der erst seinerseits am Mikrocentrum Insertion gewinnt. Die mikrosomatischen Anschwellungen der Zellfäden bringen, da sie in Beziehung auf das Mikrocentrum eine annähernd äquidistante Lage haben, ein kugelschalenförmiges, eingliedriges Mikrosomenstratum zu stande, welches den inneren Abschnitt des centrierten Cytomitoms als „Astrosphäre“ hervortreten lässt. Während der Ruhe des Protoplasmas finden sich die einander entsprechenden Mikrosomen benachbarter organischer Radien in der gleichen Entfernung vom Mikrocentrum und dadurch kommen eine ganze Anzahl kugelschalenförmiger ineinander geschachtelter Mikrosomenstrata zu stande, welche das Phänomen der konzentrischen Kreisfiguren hervorrufen. Dabei zieht M. Heidenhain aus den von ihm erhaltenen Bildern den Schluss, dass die Radiärfasern der Zelle alle samt und sonders an der Zellperipherie endigen und dass es keine Radiärfasern giebt, welche an der Kernmembran inserieren, vielmehr liegt der Kern sozusagen frei in den interfilaren Räumen und schafft sich dadurch Platz, dass er die Zellfäden nach allen Richtungen hin beiseite drängt. Mithin verlaufen, wie es die Beobachtung bestätigt, viele Radiärfäden parallel zur Oberfläche des Kerns, indem sie durch diesen auseinander gespreizt werden, wodurch zwischen dem Mikrocentrum und dem Kern ein strahlenfreier Raum von konischer Gestalt entsteht. In der Begrenzung dieses Raumes bilden die Strahlen einen Kegelmantel und sind diesem entsprechend besonders dicht gelagert, da sie ja durch den Kern beiseite gedrängt werden.

Über den gesetzmässigen Charakter der inneren Form der Leukocyten führt M. Heidenhain, indem er von den Erscheinungen der amöboiden Bewegung, während welcher die Form der Leukocyten proteusartig wechselt, ganz absieht, folgendes aus: Die gegenseitige Lage

von Mikrocentrum, Kern- und Zellsubstanz ist das Resultat der Wirkungsweise der bewegenden Kräfte, welche allein vom Zellenprotoplasma ausgehen.

Der Kern liegt beim ruhenden Leukocyten stets excentrisch, ja derselbe liegt häufig der Zelloberfläche dicht an, dabei ist sein Durchmesser häufig grösser als der Zellenradius, sodass er meistens noch die Zellenmitte bedeckt. Ist der Kern wie so häufig polymorph, sack-, hufeisen- und ringförmig, so findet man denselben mehr gegen die Zellperipherie gedrängt. Das Mikrocentrum liegt in den selteneren Fällen, wo der Durchmesser des kugeligen Kernes weniger als der halbe Durchmesser der Zelle beträgt, in der Nähe der Zellmitte; ist aber der Radius der Zelle kleiner als der Durchmesser des Kerns, so liegt das Mikrocentrum in nächster Nachbarschaft der Kernoberfläche meist in einer kleinen Abflachung, sodass sich eine sattelförmige Einsenkung der Kernmembran bemerkbar macht. Ist am Kern mit Deutlichkeit eine lange Achse zu unterscheiden, so findet man das Mikrocentrum fast ausnahmslos an der Langseite des Kerns. Ist dagegen der Kern sackförmig, so findet man das Mikrocentrum nächst der konkaven Einbiegung des Kerns. Ist derselbe hufeisen- oder ringförmig, so findet man bei ruhenden Leukocyten das Mikrocentrum zwischen den Schenkeln des Hufeisens, bezw. in der Öffnung des Kernringes. Die Verteilung der Zellsubstanz um Kern und Mikrocentrum herum ist bei ruhenden Leukocyten im allgemeinen so beschaffen, dass das Mikrocentrum so weit wie möglich nach der Zellenmitte hingerückt erscheint. Haben wir also eine Zelle mit kugeligem Kern, so wölbt sich das Protoplasma, entsprechend jener Stelle, an welcher das Mikrocentrum dem Kern auflagert, in Form eines Hügels empor, und zwar derart, dass das Mikrocentrum in die Achse eines Hügels hineinzuliegen kommt.

So ist denn die innere Form der ruhenden Leukocyten eine ausserordentlich regelmässige und M. Heidenhain fasst diese Regelmässigkeit in den Satz zusammen: „Die Mitte der ganzen Masse des Zellkörpers, die Mitte des Kerns und die Mitte des Mikrocentrums liegen auf einer geraden Linie“. Diese gerade Linie bezeichnet M. Heidenhain als die „Zellenachse.“ Auf Grund dieses so geschilderten Baues des ruhenden kugeligen Leukocyten ist M. Heidenhain der Ansicht, dass wenn das Volumen und die Form des Kernes sowie die Lage des Schwerpunktes des letzteren gegeben ist, auch die Lage der Zellenachse und die Stelle des Mikrocentrum, und damit überhaupt die „innere Form der Zelle“, nämlich die gegenseitige Orientierung der für die Mitose zunächst in Betracht kommenden Strukturteile bekannt sei. Durch die Konstruktion der Zellenachse wird der natürliche Zustand des Gleichgewichts am besten zum Ausdruck gebracht, zu beiden

Seiten jeder Ebene, welche durch die Zellenachse hindurch gelegt wird, müssen jene Kräfte im Zellkörper in symmetrischer Verteilung sein.

Was nun die Rolle der Centralkörperchen angeht, so geht diese nach zwei verschiedenen Richtungen hin. Einmal könnten die Centralkörperchen oder das Mikrocentrum als Insertionsmittelpunkt eines Systems kontraktiler Fibrillen (Theorie der Insertionsmittelpunkte) in Betracht kommen oder aber dieselben könnten in der Lage sein, eine materielle Herrschaft, geringeren oder grösseren Umfangs auszuüben. (Theorie der materiellen Herrschaft der Centralkörperchen.) M. Heidenhain ist nun der Ansicht, dass, wenn ein komplexes Zellphänomen, bei welchen die Centralkörper oder Mikrocentren in Mitbeteiligung treten, zur Erklärung kommen soll, zuerst der Versuch gemacht werden müsse, diese Beteiligung gemäss der Theorie der Insertionsmittelpunkte zu erläutern, weil man auf diesem Wege allein zu einfachen Vorstellungen kommt.

Im Sinne von van Beneden, der die Grundlage der Theorie der Insertionsmittelpunkte geschaffen hat, möchte M. Heidenhain das centrierte Cytomiton der ruhenden Zelle aufgefasst wissen, als eine Summe kontraktiler Fibrillen, welche an der Zellenperipherie einerseits und an dem Mikrocentrum andererseits befestigt sind. Dies Mikrocentrum kann sich während der amöboiden Bewegungen bald als Punktum fixum, bald als Punctum mobile gestalten. Während des Ruhezustands sind die Fusspunkte der Fibrillen an der Zellenperipherie fixiert und danach wird die Lage des Mikrocentrums schliesslich endgültig reguliert. Da nun die definitive Ruhelage des Mikrocentrums eine gesetzmässig geregelte ist, so muss dem die Bewegung des Mikrocentrums beherrschenden centrierten Fibrillensystem eine gesetzmässige Wirkungsweise zukommen, welche des weitern festzustellen ist.

Zunächst erörtert dann M. Heidenhain eine allgemeine Voraussetzung, ohne welche die zweckmässige Ausnutzung der durch die Kontraktion der Zellfäden gelieferten Kräfte schwer denkbar sei. Es handelt sich um die notwendig zu machende Annahme, dass der protoplasmatische Zellenfaden gerade so wie der lebende Muskel jederzeit in einem Zustand elastischer Spannung befindlich ist. Von dem Muskelsystem wissen wir, dass infolge dieser Einrichtung beim Übergang in den thätigen Zustand die entstehenden kontraktilen Kräfte sowohl in Bewegung der Körperteile umgesetzt werden können, andernfalls müsste ein Teil jener Kräfte vorher zur Spannung der betreffenden Muskeln verwertet werden, ehe eine Bewegung in Scene gesetzt werden kann. Es ist nicht denkbar, so erklärt M. Heidenhain, dass innerhalb der Zelle dieses fundamentale Prinzip der Kräfteersparnis in Fortfall kommen sollte; nur wenn die Zellfäden von vornherein in einem gewissen Zu-

stande der Dehnung befindlich sind, werden beim Eintreten einer physiologischen Kontraktion sogleich die gelieferten Kräfte an den Angriffspunkten wirksam werden. M. Heidenhain ist also vor allem der Meinung, dass das kontraktile Protoplasma die Eigenschaften der Elastizität mit der Muskelfibrille teilt und dass das protoplasmatische System einer jeden ruhenden Zelle höchst wahrscheinlich jederzeit in einem Zustand elastischer Spannung befindlich ist.

Soll aber eine geordnete und in physiologischem Sinne zweckmässige Aktion der Zellfäden verwirklicht werden, so muss den Zellenfäden mittelbar oder unmittelbar ein Widerhalt an der protoplasmatischen Grenzschicht der Zellen geboten werden. Sei es, dass das protoplasmatische System einer Zelle immer im Zustand der Spannung befindlich ist, sei es, dass dasselbe nur zeitweise, z. B. zum Zwecke der Mitose durch physiologische Kontraktion in Spannung übergeht; es müssen die Zellenfäden in letzter Linie an einer wenig beweglichen Zellwand fixiert sein, sonst könnte der Zellinhalt nicht bewegt werden. Hierzu aber muss die Zellwand selbst in Spannung befindlich sein, was nur durch einen cellulären Überdruck geschehen kann, welcher dem Turgor der Pflanzenzelle vergleichbar wäre. Dadurch, dass Zellwand und Protoplasmafäden in Spannung befindlich sind, entsteht ein resistenter Körper, der einen hohen Grad von Druckfestigkeit besitzt. Wenn also von kontraktilen Zellenfäden die Rede sein kann, so ist hierfür das notwendige Komplement eine Spannung des plasmatischen Systems und ein cellulärer Überdruck (Zellturgor).

Das Spannungsgesetz des centrierten Mitoms lautet dahin: Alle organischen Radien haben die gleiche absolute Länge. Aus diesem Prinzip der ursprünglichen Identität der Länge der organischen Radien zieht der Urheber dieses Satzes folgende Schlüsse, welche die innere Form des ruhenden Leukocyten ursächlich erklären sollen:

1. Die excentrische Lage des Kerns ist eine Folge der Pressung, welche die organischen Radien auf den Kern ausüben. Diese Pressung ist auf der Seite des Mikrocentrums am stärksten. Daher weicht der Kern in entgegengesetzter Richtung, in der Richtung des geringsten Druckes und der grössten interfilaren Räume aus.

2. Wenn der Durchmesser des Kernes grösser ist, als der Radius der Zelle, so muss bei ruhenden Zellen naturgemäss das Mikrocentrum in die nächste Nachbarschaft der Kernmembran zu liegen kommen, da das Mikrocentrum bei einem möglichst weit fortgeführten Ausgleich aller Spannungsdifferenzen des centrierten Mitoms der Zellenmitte sich nähert.

3. Wenn der Durchmesser des Kernes kleiner ist als der halbe Durchmesser der Zelle, so kommt ebenso naturgemäss das Mikrocentrum

nicht mehr an die Oberfläche des Kernes zu liegen, da der Kern zwar peripherwärts ausweicht, das Mikrocentrum aber dem Kern über die Zellenmitte hinaus nicht nachfolgt, weil nämlich bei einer centralen Stellungnahme für das Mikrocentrum die Ursache jeder weiteren Bewegung sehr bald aufhört.

4. Die öfters vorkommende Auseinanderspreizung der Sphärenstrahlen durch den Kern erklärt sich durch den Druck, den Kern und Sphäre gegenseitig aufeinander ausüben.

5. Die Anordnung der Zellsubstanz um Kern und Mikrocentrum herum erklärt sich direkt aus dem Spannungsgesetz.

6. Eine Anzahl von denkmöglichen Stellungen der Kerne und des Mikrocentrums kommen in der Natur bei ruhenden Leukocyten überhaupt nie vor, weil sie dem Spannungsgesetz widersprechen. So liegt bei ruhenden Leukocyten niemals der Kern central und das Mikrocentrum peripher.

Ferner lassen sich nach M. Heidenhain aus dem Spannungsgesetze der organischen Radien die einfachen Formen der Polymorphie des Leukocytenkernes direkt ursächlich erklären. Der in der Regel ursprünglich kugelige Kern ist so gross, dass beim Übergang in den Ruhezustand infolge der Zugwirkung der organischen Radien die Sphären gegen die Kernoberfläche angepresst wird. Infolgedessen entsteht eine kleine Delle in der Kernmembran. Wirkt nun aus beliebigen, nicht näher zu kontrollierenden Ursachen von allen jenen organischen Radien, welche über die Oberfläche des Kernes hinweggespannt sind, eine bestimmte Gruppe stärker, so wird der Kern dadurch ungleichmässigen Druckwirkungen ausgesetzt. Die Ebene der stärksten Pressung ist gegeben durch die Zellenachse einerseits und die stärker wirkende Fadengruppe andererseits. Demnach wird der Kerninhalt in eine zweite Ebene, senkrecht zur ersten auszuweichen suchen. Infolgedessen verlängert sich der Durchmesser des Kerns entsprechend dieser letzteren Ebene. So wird die lange Achse des Kerns senkrecht zur Zellenachse orientiert sein und mit Notwendigkeit muss das Mikrocentrum an der Langseite des Kernes liegen. Wächst die Längsachse des Kernes dauernd, so muss sie sich parallel der Zellenoberfläche krümmen, auf diese Weise entstehen mit Notwendigkeit sack-, hufeisen- und ringförmige Kerne. Indem von der der Zellmitte zugewendeten Seite eine stärkere Pressung auf den Kern ausgeübt wird, bestrebt sich dieser entlang der Zellenoberfläche auszudehnen und nimmt so eine exquisit periphere Stellung ein. Ausserdem sucht sich aber auch der Kern dort auszubreiten, wo er am bequemsten Platz findet, also bei Leukocyten dort, wo die interfilaren Räume das relativ grösste Volumen aufweisen; so zeigt sich, dass

in der Ringform des Kernes die grösstmögliche Annäherung seiner Masse an die Zellenperipherie erreicht ist.

Diese nach dem Spannungsgesetz abgeleitete innere Form der Leukocyten wird jedesmal am Schluss der Mitose erreicht und es würde diese typische Form bei Leukocyten sich erhalten, wenn nicht sekundär die amöboiden Bewegungen Abänderungen der ursprünglichen Anordnungen veranlassten.

Wenn es hisher auch keineswegs möglich ist alle die verschiedenen Formen der Zellen auf ein und denselben Typus zurückführen zu wollen, so ist es doch M. Heidenhain geglückt eine Reihe von Zellformen in den Arbeiten anderer Autoren aufzufinden, welche den Typus des Leukocyten wiederholen, d. h. dem Spannungsgesetz folgen. Zu den sekundären Ursachen, welche die Wirkungsweise des Spannungsgesetzes abändern und ihm eine andere Richtung geben können, tragen nach M. Heidenhain zwei Umstände bei. Erstens erfordert die Ausbildung einer derartigen inneren Form eine gewisse Zeit. Fehlt diese zwischen zwei aufeinanderfolgenden Mitosen, so kann, da die Verlagerung der Kernmasse nur langsam vor sich geht, ein Ausweichen des Kernes an die Peripherie nicht stattfinden. Aus diesem Grunde sieht man z. B. in den Furchungskugeln von Ascaris nicht die typische periphere Stellung des Kernes. Deshalb wäre es aber ein Fehlschluss, wollte man meinen, dass diese Zellen dem Spannungsgesetz nicht folgen. Fehlt ferner in den interfilaren Räumen der hinlängliche Platz für das Auseinanderweichen der Kernmasse, dann kann es ebenfalls nicht auffallen, dass der Kern seine anfänglich centrale Stellung nicht so leicht aufgiebt, so z. B. bei den Spermatogonien von Ascaris, wo die interfilaren Räume mit Dotterplättchen vollgepfropft sind. Dass aber trotzdem diese Zellen dem Spannungsgesetz unterworfen sind, kann man mit Sicherheit aus gewissen Erscheinungen während der Mitose folgern.

So ist es ein, wie mir scheinen will, nichtiger Einwand gegen die allgemeine Gültigkeit des Spannungsgesetzes, dass es Zellenarten giebt, wo die Sphäre korbartig und nicht radiär gebaut ist, wie Ballowitz das an den Endothelzellen der Hornhaut gefunden. Vielmehr muss man in solchen Ausnahmefällen annehmen, dass hier besondere sekundäre Einflüsse, die uns vor der Hand nicht bekannt sind, obwalten. Keiner wird doch die Allgemeingültigkeit der Mitose für alle Zellen bestreiten, obschon es Zellen giebt, wie z. B. die ausgebildeten Ganglienzellen, an denen man noch nie eine Mitose hat nachweisen können.

Alle allgemeinen Zellprobleme, ich erinnere nur an die Regeneration, sind zunächst immer nur an einigen besonders günstigen Objekten nachgewiesen worden, um dann erst viel später in ihrer allgemeinen Bedeutung endgültig erkannt zu werden.

M. Heidenhain hat dann weiterhin die Wirkungen des Spannungsgesetzes während des Ablaufes der Mitose studiert und konnte darthun, dass eine Reihe der im Laufe der Mitose sich abspielenden Bewegungserscheinungen dem Spannungsgesetze vollkommen gemäss sind und sich auf Grund derselben mechanisch erklären lassen.

Hierbei kommt in erster Linie der Ausgleich schon vorhandener Spannungsdifferenzen in Betracht, vor allem wird durch die Teilung des Mikrocentrums notwendig die ursprüngliche Gleichgewichtslage gestört, worauf dann die Tochterradiärsysteme auf Grund des Identitätsprinzipes einer neuen typischen Gleichgewichtslage zustreben, welche im Monasterstadium mit der völligen Einstelluug der Spindelfigur erreicht wird. Bei diesen Bewegungen handelt es sich zum Teil um sogenannte „Entlastungsverkürzungen“, ähnlich wie sie ein gespannter Kautschukfaden zeigt, zum Teil hat man es mit Kontraktionserscheinungen zu thun, welche auf Grund einer physiologischen Erregung einzelner Zellfäden stattfinden, da aber letztere Art der Kontraktion während der Mitose die seltenere, die erstere Art die häufigere ist, und so die während der Zellenruhe schon in der Spannung der organischen Radien gegebenen Kräfte im Laufe der Mitose zu einem grossen Teil in kinetische Energie umgesetzt werden, so liegt es auf der Hand, dass während der Mitose ein ausserordentliches Prinzip der Kraftersparnis obwaltet. Die Aktivierung der Spannkräfte der ruhenden Zelle geschieht erstens durch die Auflösung der Kernmembran während der Mitose, wodurch die spezifische Anordnung gewisser Systeme der Radiärfasern aufgehoben ist, zweitens durch die im Anfang der Mitose stattfindende Teilung des Mikrocentrum, wodurch zwei von einander in gewissem Grade mechanisch unabhängige Tochterradiärsysteme entstehen, welche eine neue Gleichgewichtslage anzunehmen suchen. Drittens nimmt im Verlauf der Mitose der Durchmesser der Mitose ab, und es lässt während der Mitose der allgemeine Spannungszustand des protoplasmatischen Systems nach, wodurch abermals eine Umsetzung potenzieller Energie in kinetische stattfindet.

M. Heidenhain geht von dem Schema des ruhenden Leukocyten (Fig. 21) aus. Wenn auch nur ein geringer Bruchteil aller Zellen während der Ruhe schon ein derartiges Radiärsystem enthält, so dürfte sich doch bei vielen Zellen die gleiche oder eine sehr ähnliche Anordnung beim Beginn der Mitose herstellen, indem eine primäre innere Form der Zelle wiederum zum Vorschein kommt; darauf soll nach M. Heidenhain die Abrundung der Zellen im Beginn der Mitose hindeuten, jene Erscheinung, welche ich oben als den mitotischen Druck näher geschildert habe und welche M. Heidenhain am Ektoderm und Mesoderm (Urwirbel) junger Hühnerembryonen studiert hat.

Bei der ruhenden Zelle ist also nach M. Heidenhain die Stellung

von Mikrocentrum und Kern als der Ausdruck eines innern Gleichgewichts aufzufassen, so dass die in den organischen Radien gegebenen Spannkräfte zu beiden Seiten einer Ebene, welche durch die Zellenachse hindurchgelegt wird, symmetrisch verteilt sind. Teilt sich im Anfang der Mitose das Mikrocentrum und erscheint zwischen den Tochtermikrocentren die Centralspindel, so wird für gewöhnlich die Spindelfigur nach dem Spannungsgesetz senkrecht auf der ursprünglichen Zellenachse orientiert sein (Fig. 22) und zwar so, dass die Mitte der Spindelfigur, die Mitte des Kerns und die Mitte der ganzen Zelle auf einer geraden Linie, nämlich der früheren Zellachse, liegen. Dementsprechend findet M. Heidenhain thatsächlich bei Leukocyten auf den Stadien des segmentierten Knäuels die beiden Tochtermikrocentren annähernd symmetrisch neben dem Polfelde. Die Art der Teilung des Mikrocentrums, d. h. die Verteilung der Radiärfäden an den Tochtermikrocentren ist aber in Abhängigkeit zu denken vom Spannungsgesetz. Es muss also diese Teilung im Sinne des Spannungsgesetzes

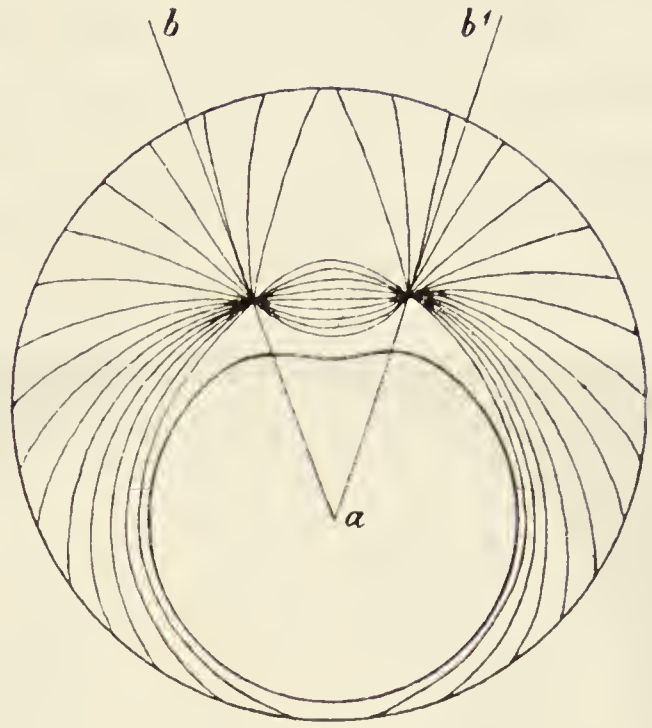


Fig. 22.

Nach M. Heidenhain.

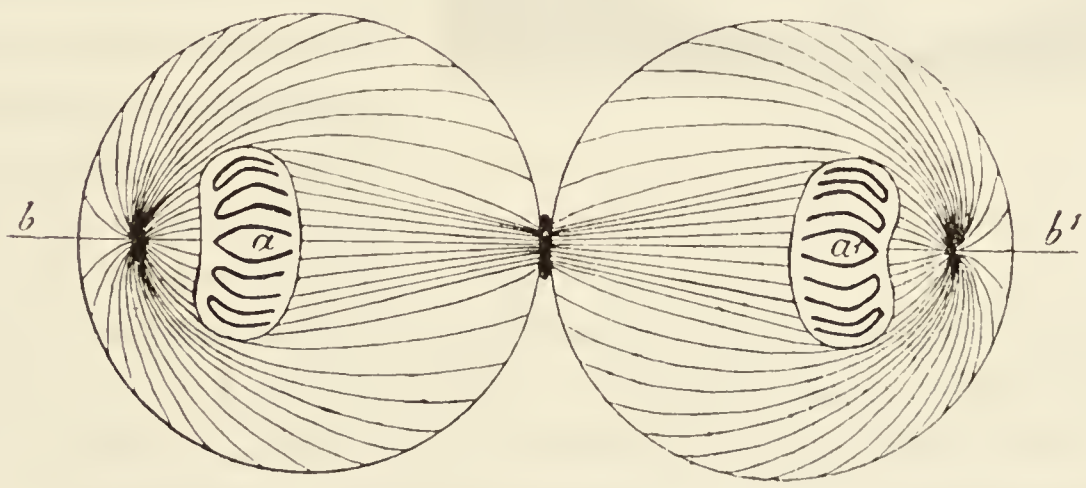


Fig. 23.

Nach M. Heidenhain.

erfolgen. Den Beweis hierfür erblickt M. Heidenhain darin, dass, wo die Teilung des Centralkörpers, bezw. des Mikrocentrums während der Anaphase an der Spitze des Spindelpoles beobachtet wurde, diese Teilung senkrecht zur Spindelachse stattfand, wie dies dem Spannungsgesetze entspricht. Dem widerspricht nicht der Befund von doppelten

Centralkörperchen an den Spindelpolen, deren Verbindungslinie nicht senkrecht zur Achse der Spindelfigur orientiert ist, indem man annehmen muss, dass in diesen Fällen die Teilung wahrscheinlich schon auf frühere Stadien der Mitose oder gar schon während der voraufgegangenen Zellenruhe stattgefunden hat.

Mit der Teilung des Mikrocentrums ist aber auch die Art der Verteilung der organischen Radien an den beiden Tochtermikrocentren gegeben, damit ist zugleich auch die definitive Lage der Spindelfigur von vornherein bestimmt. Die Teilung geht nun im Sinne der grössten am Centrum ausgeübten Zugwirkung vor sich, die grösstmögliche Resultante der am Muttermikrocentrum ausgeübten Zugwirkungen steht senkrecht auf der Zellenachse und die Teilungsrichtung des Mikrocentrums sowie die definitive Einstellung der Spindelfigur muss demgemäss ebenfalls senkrecht zur Zellenachse orientiert sein. Im allgemeinen ist als das notwendigste Erfordernis des Spannungsgesetzes die Thatsache zu bezeichnen, dass sich die beiden Pole im Anfang in einer Richtung paratangential zur Kernoberfläche entfernen; ferner müsste die Mitte des ganzen Zellkörpers, die Mitte der Kernmasse und die Mitte der Spindelfigur auf einer geraden Linie liegen, welche der Lage nach der ursprünglichen Zellenachse entspricht. Nach M. Heidenhain würden die den Radien der Mutterzellen gegebenen Spannkräfte genügen, um den in Weg der Mikrocentren bis zum Monasterstadium ursächlich zu erklären. Durch die Teilung des Muttermikrocentrums im Sinne des Spannungsgesetzes findet eine Störung des ursprünglich in der Zelle vorhandenen Gleichgewichts statt; die mit der Teilung des Centrums zugleich implicite gegebenen Tochterradiärsysteme suchen eine neue Gleichgewichtslage auf und dieser neuen Gleichgewichtslage entspricht die Stellung des Spindelpoles im Monasterstadium. Weiter zeigte M. Heidenhain an einem Modell (Fig. 24), dass, wenn ein in Spannung befindliches centriertes System, welches dem Identitätsprinzip unterliegt, durch Teilung seines

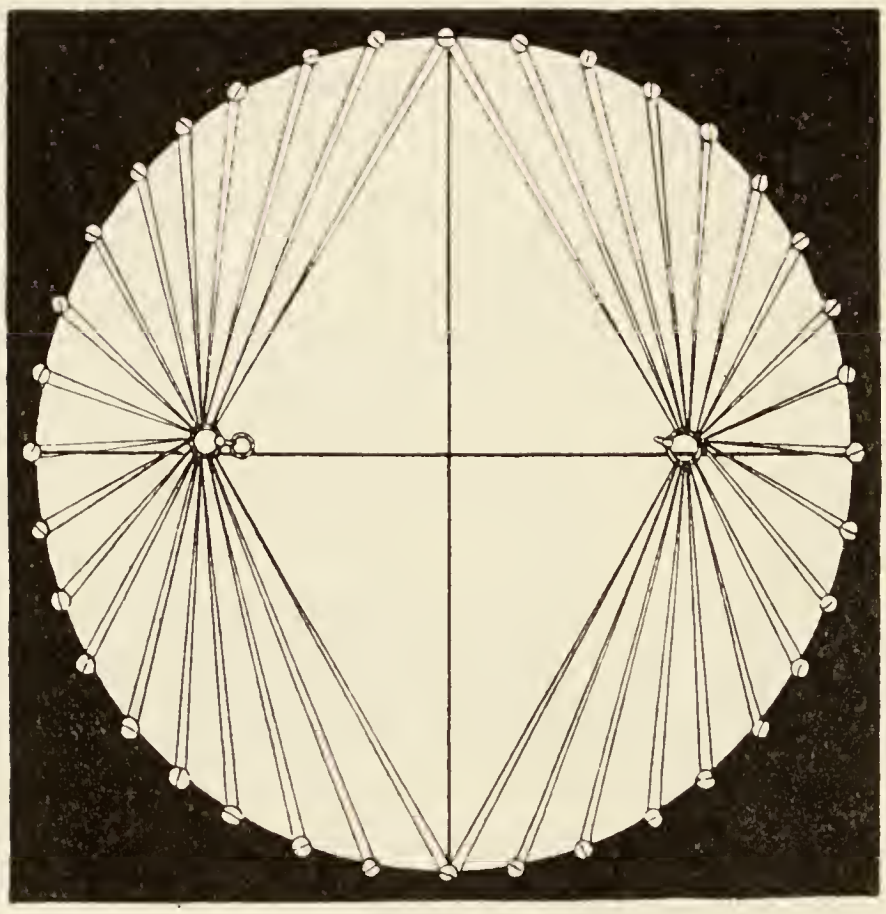


Fig. 24.

Nach M. Heidenhain.

Centrums in zwei gleiche Hälften zerlegt wird, die Tochtercentren nach Annahme des neuen inneren Gleichgewichts so viel Raum zwischen sich gewähren, dass eine Spindelfigur von derjenigen relativer Grösse, wie wir sie im Monasterstadium zu finden gewohnt sind, mit Bequemlichkeit zwischen ihnen Platz hat. Das Modell zeigt zwei Sprengringe mit je 17 an der Peripherie eines Kreises befestigten gleichlangen Kautschukbändern. Die beiden Sprengringe werden zunächst in der Mitte des Modells festgelegt und dann frei gegeben; es zeigt sich nun, dass die Centra von der Mitte des Modells aus gerechnet über 60% des Weges nach der Peripherie hin zurücklegen. Mithin genügt das Spannungsgesetz in Ansehung der Wanderung der Mikrocentren und der Einstellung der Spindelfigur vollständig. Wäre die Spannung der Radiärfäden im Anfangsstadium gleich Null, so würde überhaupt keine Wanderung der Centren statthaben, wäre die Spannung eine minimale, so könnte auch die definitive Entfernung der Tochtercentren nur eine geringe sein. Wird indessen in einer ruhenden Zelle die anfängliche Spannung des plasmatischen Systems hoch genug genommen, dann erklärt sich der Weg der Spindelpole auf die einfachste Weise auf Grund des Spannungsgesetzes, wobei sich das Vorkommen spitzer und stumpfer Spindeln durch eine Verschiedenheit der Grösse der anfänglichen Spannung des centrierten Mitoms erklärt. Wäre die Spannung des protoplasmatischen Systems der Mutterzelle eine sehr hohe, so müssten spitze Spindeln entstehen, wäre die Spannung eine relativ geringe, so müssten Spindeln resultieren, welche im Verhältnis zu ihrer Länge eine grosse Breite aufweisen.

Die Frage der Spindeleinstellung, welche O. Hertwig dahin beantwortet hat, dass die beiden Pole der Kernspindel, durch welche die Richtung der Teilungsebenen bedingt wird, kommen in die Richtung der grössten Protoplasmamassen zu liegen, etwa in derselben Weise wie die Pole eines Magneten in ihrer Lage durch Eisenteile in der Umgebung beeinflusst werden. In einem kugeligen Ei, in welches Protoplasma und Dotter gleichmässig verteilt wird, fällt nach O. Hertwig die Achse der central gelegenen Kernspindel mit der Richtung eines beliebigen Radius, in einem ovalen Ei dagegen nur mit dem längsten Durchmesser zusammen, in einer kreisrunden Protoplasmascheibe stellt sich die Spindelachse parallel zur Scheibenoberfläche in einen beliebigen Durchmesser, in einer ovalen oder halben Scheibe dagegen wieder nur im längsten Durchmesser ein. Nach Roux ist die Fassung O. Hertwigs „Einstellung in die Richtung der grössten Protoplasmamassen“ nichtssagend, da nur eine Protoplasmamasse mit unendlich vielen Richtungen vorhanden ist, es ist daher nach W. Roux richtiger, zu sagen, „die Kernspindel der Furchungszellen stellt sich in die, resp. in eine Richtung festesten Gleichgewichts der Fraktions-Einzelwirkung der Protoplasmamasse.“ Eine Richtung die

überwiegend häufig, annähernd oder ganz der grössten durch den Mittelpunkt der Protoplasmamasse gehenden Dimension entspricht.

Nach M. Heidenhain lässt sich dieser Roux'sche Satz aus dem Spannungsgesetz ableiten und die Hertwig'sche, von tierischen Eiern und Furchungskugeln ausgehende Ansicht stellt keine „beständige Wirkungsweise" dar, sondern giebt nur eine Stellungsregel, die bei anderen Objekten nicht mehr zutrifft.

Schliesslich macht M. Heidenhain noch auf eine mitotische Schlussbewegung aufmerksam, welche er als Telophase bezeichnet. Mikrocentrum und Kern verschieben sich am Schluss der Mitose derartig, dass ihr anfänglich gegenseitiges Stellungsverhältnis sich geradezu umkehrt; am Ende der Anaphase steht das Mikrocentrum peripher und der Kern central, in der Zellenruhe dagegen liegt das Mikrocentrum central und der Kern peripher. Nach dem Aufhören des physiologischen Kontraktionszustandes der Polfädengruppe findet notwendigerweise ein Ausgleich der Spannngsdifferenzen innerhalb des centrierten Mitoms statt. Die längsten, am meisten gedehnten Fäden müssen sich verkürzen und die Polfädengruppe muss sich verlängern. Dieser Spannungsausgleich muss dann ebenso notwendig zu Bewegungserscheinungen am Mikrocentrum und Kern führen, welche nicht eher zum Stillstand kommen können, als bis das centrierte Mitom in der physiologischen Ruhelage befindlich ist. Es handelt sich also um Bewegungserscheinungen, welche lediglich durch Entlastungsverkürzung zu stande kommen.

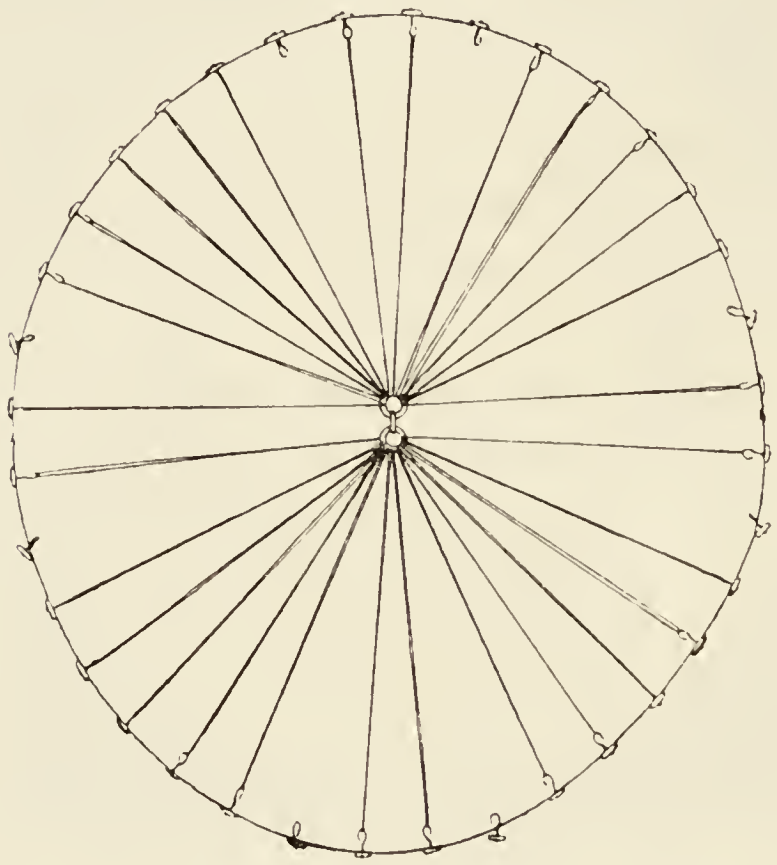


Fig. 25.

Nach M. Heidenhain.

M. Heidenhain hat endlich mehrere Modelle konstruiert, um die mechanische Wirkung des Spannungsgesetzes zu ermitteln, von denen wir das ältere schon erwähnt haben. Das verbesserte neue Modell (Fig. 25—28) ist als ein idealer Zellendurchschnitt gedacht. Die radiären Protoplasmastrahlen sind durch Gummifäden ersetzt, während das Mikrocentrum durch zwei mit einander verbundene Ringe dargestellt wird. Es ist dafür zu sorgen, dass diese Gummifäden dem Spannungsgesetz gehorchen, d. h. dafür zu sorgen, dass sie stets bei

gleicher Länge die gleiche Spannung besitzen. Dies erreichte M. Heidenhain dadurch, dass er jene Kautschukringe benutzte, die man zur Umschnürung kleiner Packete verwendet. Eine entsprechende Zahl jener Kautschukringe wurden einerseits auf einem Sprengring aufgezogen und andrerseits über Schraubenköpfe an der Kreisperipherie weggespannt. Selbstverständlich muss sich der das Mikrocentrum darstellende Metallring in die Mitte des Apparates einstellen, denn in der Richtung aller Radien unterliegt er der gleichen Kräftewirkung. Ferner wurde der Kern in der Weise dargestellt, dass eine kreisrunde Schachtel zwischen die

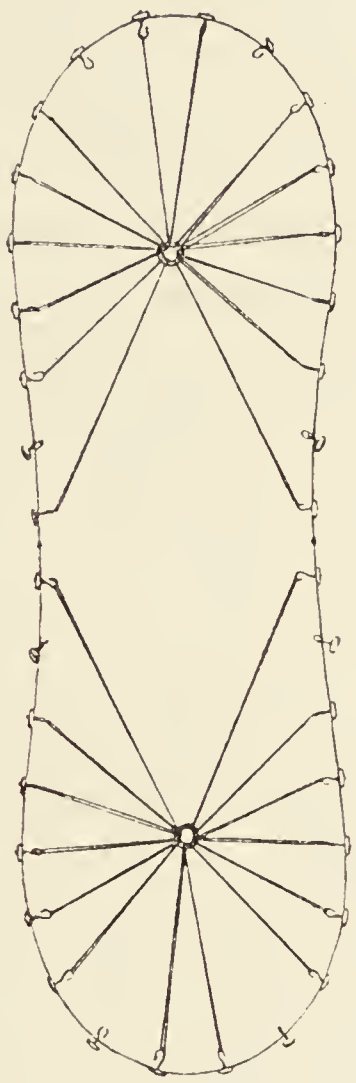


Fig. 26.

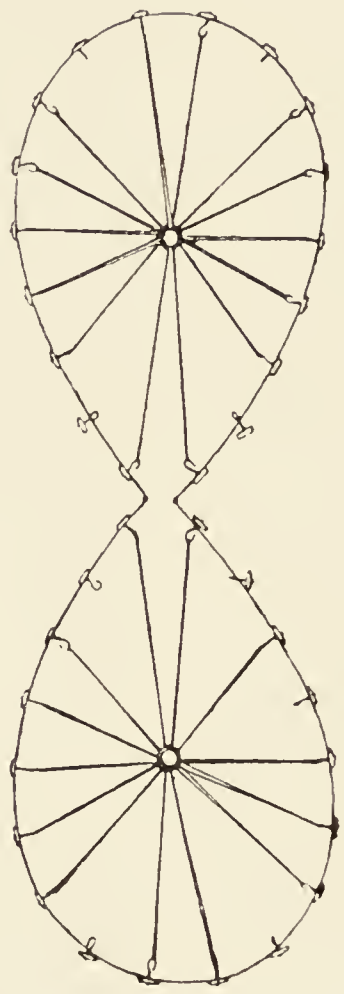


Fig. 27.

Nach M. Heidenhain.

Gummifäden eingeklemmt wurde, dann stellen sich sogleich die drei kritischen Punkte unseres idealen Zellendurchschnitts auf eine gerade Linie ein, welche dem Radius victor durchaus entspricht. Das Centrum des Modells hebt sich um ein kleines Stück von dem Kern ab, eine Thatsache, die unter den nämlichen Bedingungen überall in der Natur beobachtet wird und aufs klarste zeigt, dass von den Strahlen wirklich eine Zugwirkung ausgeht. Um die Rückwirkung des Spannungsgesetzes auf die äussere Gestalt der Zelle zu demonstrieren, wurde die Peripherie des Modells beweglich, nachgiebig gemacht. Um den Turgor der Zelle zu ersetzen, wurde eine biegsame Stahlschiene zur Peripherie des Modells gemacht. Wird eine solche auf sich selbst zurückgebogen, so bildet sie,

falls sie in allen Teilen von gleichartiger Beschaffenheit ist, einen vollkommenen Kreis, so wird der Turgor durch die Federkraft der Schiene ersetzt. Immerhin ist dies Mittel unvollkommen. Während die weitere Grenzschicht der Zellen den gestaltenden Kräften des Zellinhalts keinen wesentlichen Widerstand entgegensetzt, geht von der Stahlschiene ein bedeutender Widerstand aus, der, je stärker dieselbe durchgebogen wird, um so stärker wächst. Auch machen sich an der Peripherie des Modells Hebelwirkungen geltend, wie sie an der Grenzschicht der Zelle niemals statthaben. Trotz dieser Übelstände bleiben die Effekte des Spannungsgesetzes im Prinzip doch die gleichen. Um eine Nachwirkung der Durchschnürung des Zellenleibes am Modell zu ermöglichen, wurde der Umfang des Modells in zwei gleich grosse Stücke zerlegt, welche durch Scharniere mit einander verbunden wurden, welche nach beiden Seiten hin beweglich sind und durch eine ungemein widerstandsfähige Sicherung fixiert werden können. An diesem Modell konnte nun unter vielen andern die Durchschnürung der Zelle in sehr hübscher und eleganter Weise nachgeahmt werden, wie es die beistehenden Figuren 25—28 zeigen. Es wird hierbei gezeigt, dass ein Radiärsystem, welches dem Spannungsgesetz unterliegt, durch blosse Teilung des Centrums in zwei Tochterradiärsysteme sich zerlegen kann. Dabei muss im Modell die Bewegung der Centren im einzelnen anders ausfallen als in der Natur, da die Triebkraft der Spindel, bezw. der von ihr ausgeübte Gegendruck im Modell wegfällt.

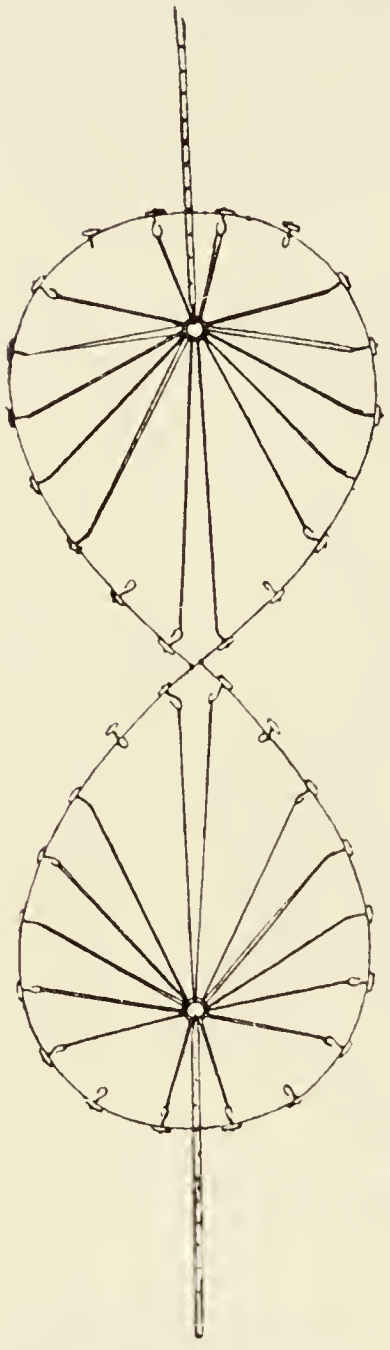


Fig. 28.

Nach M. Heidenhain.

Hackt man im Modell Fig. 25 die beiden Ringe auseinander, so schnellt das Modell mit Gewalt in die Form Fig. 26 über. Man erhält mithin eine kolossale Streckung in der Richtung der Verbindungslinie der Tochtercentren. Ausserdem deutet sich die äquatoriale Einschnürung bereits dadurch an, dass der ganze Apparat Biskuit-Gestalt annimmt, wobei die Gegend der Scharniere eine deutliche Einziehung aufweist. Wird nun die Sicherung der Scharniere gelöst, dann schnürt sich der horizontal liegende Apparat vollkommen durch, sodass die Scharniere zusammenschlagen. Jede Halbschiene ist genau in der Mitte durchbohrt. Durch dieses Loch ist ein Messingstab gesteckt, der in ein Häkchen auslaufend den das Centrum vorstellenden Ring fassen und mit dem

man denselben gewaltsam an die Peripherie ziehen kann und schliesslich durch einen kleinen Metallstift auf der Aussenseite des Stahlreifens fixiert werden kann. Giebt man nun den Centren die den Endstadien der Mitose entsprechende excentrische Stellung, so legen sich die zusammenschlagenden Scharniere so fest aneinander, dass sie auch bei vertikaler Stellung des Apparates trotz der Schwerewirkung nicht mehr auseinanderweichen können. Dadurch wird der Beweis erbracht, dass entsprechend der theoretischen Berechnung M. Heidenhains durch Vermittelung des Spannungsgesetzes die Wanderung der Centren am Ende der Mitose und ihre Feststellung an der Peripherie, auf die Streckung und Durchschnürung des Zellkörpers in unterstützendem Sinne zurückwirkt. Die Berechtigung der Anbringung der Scharniere, welche von gegnerischer Seite in Zweifel gezogen ist, begründet M. Heidenhain durch den Hinweis, dass die Scharniere nach beiden Seiten hin in gleicher Weise beweglich sind und dass nach Lösung ihrer Sicherung das nicht montierte Modell eine Form annimmt, in der die Scharniere sich so weit wie möglich von einander entfernen. Versucht man das in dieser Fassung befindliche Modell in der Weise zusammenzupressen, dass die beiden gegenüberliegenden Scharniere sich berühren, so benötigt man hierzu einer maximalen Kraftanstrengung, da die gesamte Federkraft beider Stahlschienen überwunden werden muss. Die Peripherie der Zelle ist aber an und für sich eine durchaus nachgiebige Masse, von der beträchtliche Widerstände überhaupt nicht zu erwarten sind. Liessen sich am Modell ähnliche Verhältnisse herstellen, wie sie die plasmatische Grenzschicht der Zelle zeigt, so müsste der Versuch noch viel leichter von statten gehen. Die verhältnismässig enorme Kraft der Stahlfedern ist daran schuld, dass man die Radiärfäden sehr stark spannen muss, wenn man eine vollständige Durchschnürung des Apparates erzielen will. In der Natur könnte im Gegenteil die Spannung der Radien eine relativ recht geringe sein. M. Heidenhain hebt folgende wichtige Unterschiede hervor zwischen dem Verlauf des Versuchs am Modell und den Vorgängen, wie sie sich in Wirklichkeit an der lebenden Zelle abspielen.

Während sich am Modell die Bewegung der Konturen und die äussere Gestaltsveränderung gleichzeitig vollziehen, ist die letztere bei der Zelle zunächst ausgeschlossen, solange kein Oberflächenwachstum stattgefunden hat. Daher haben wir in der Natur zunächst eine systematische Umordnung des Zellinhalts, während der Formwechsel des Ganzen nachfolgt und durch die Anordnung der Teile im Innern bedingt wird. Während ferner im Modell die beiden Teilcentren sofort jene centrale Schlussstellung einnehmen, wird diese bei der Zelle erst durch die Telophase erreicht. Die wachsende Spindel verschiebt an der Zelle

die Centren nach der Peripherie, in welcher Stellung sie zunächst durch die Trägheit der zu bewegenden Massen festgelegt werden und die Umformung der Zellgestalt wird die Ursache, welche vermittels des Spannungsgesetzes eine rückläufige Bewegung der Centren zur Zellenmitte auslöst.

Ferner ist der Zelle die eigentümliche Sanduhrform, welche das Modell infolge der Durchschnürung annimmt, fremd, da diese Form lediglich auf der besonderen Beschaffenheit der Stahlfeder beruht. Ferner bleibt im Modell der Kern ganz unberücksichtigt, der möglicherweise in der Zelle der Durchschnürung, so weit sie durch das Spannungsgesetz bedingt ist, besondere Widerstände entgegensetzt.

Es darf hier nicht unerwähnt bleiben, dass von manchen Seiten Widerspruch gegen die Gültigkeit des Spannungsgesetzes erhoben ist. Viele der Gegengründe hat M. Heidenhain selbst mit grossem Geschick widerlegt, so dass ich sie als abgethan hier weiter nicht zu erwähnen brauche. Besonders die Annahme der gleichen natürlichen Länge der Strahlen und ihre elastische Spannung bei regelmässig gekrümmtem, bogenförmigen Verlauf hat man als mechanische Unmöglichkeit hinzustellen versucht. Ich bin dagegen der Ansicht, dass der von mir wie ich glaube mit fast astronomischer Gewissheit erbrachte Beweis der trajektoriellen Natur der Plasmastrahlungen diese Bedenken ein für allemal beseitigt hat. Plasmatische Trajektorien haben in Bezug auf ein gegebenes Terrain stets gleiche natürliche Länge, befinden sich stets in Spannung und verlaufen sehr häufig bogenförmig. Ferner sollen in der bekannten äquatoriellen Strahlenkreuzung und Centrumsteilung vor Eintritt der Wandanheftung der Strahlen bei den Furchungszellen unumstösslich beweisen, dass das Auseinanderweichen der Centralkörperchen nicht durch elastische Zusammenziehung vorher gedehnter Zellradien möglich ist. Die Befruchtungsvorgänge mit ihren grossen Strahlungen sind aber etwas durchaus Spezielles. So muss nach meinen Auseinandersetzungen die Überkreuzung der Strahlungen auf eine intermittierende Wirkung der Centralkörperchen zurückgeführt werden und bekanntlich bildet sich diese Überkreuzung regelmässig im letzten Augenblick vor der Durchschnürung zurück. Auch der Hinweis darauf, dass in vielen Zellen keine Strahlungen zu sehen sind oder die Strahlungen nicht bis zur Peripherie gehen, scheint mir nicht viel zu besagen, da wir sehr wohl zu der Annahme berechtigt sind, dass viele Strukturverhältnisse jenseits des mikroskopisch Wahrnehmbaren liegen.

Ich bin mit M. Heidenhain der Meinung, dass sich durch das Spannungsgesetz keineswegs die ganze Mechanik der Zelle begreifen lässt, sondern dass sie nur ein Bruchstück ist, was wir von diesen komplizierten Vorgängen erkennen können. Sekundär wird vielfach im Leben der Zelle vom Spannungsgesetz abgewichen und derartige besondere Er-

scheinungen erfordern dann wiederum ihre besondere mechanische Erklärung. Aber gerade das ist ja das schöne bei jedem naturwissenschaftlichen Fortschritt, dass es uns neue Probleme, neue Fragestellungen bringt, deren Lösung leider vielfach zunächst noch zurückgestellt werden muss. Wir haben allen Grund zu hoffen, dass der rüstige Begründer des Spannungsgesetzes mit der Zeit mehr und mehr die Unhaltbarkeit des gegnerischen Widerspruches aufzudecken imstande sein wird.

Zum Schluss dieser Darstellung des Spannungsgesetzes darf das wichtige Faktum nicht unerwähnt bleiben, dass nach weiteren Untersuchungen von K. W. Zimmermann und M. Heidenhain bei den Cylinderepithelzellen die Mikrocentren nicht wie bei den Leukocyten, Pigmentzellen u. s. w. eine centrale Stellung einnehmen, sondern, dass sie hier der Regel nach an dem einen Ende der Zelle unmittelbar unter der freien Oberfläche des Epithels gelegen sind und, dass hier die Stellung an der Oberfläche der definitiven Ruhelage entspricht. Es fragt sich, wie verhält sich diese periphere Stellung zum Spannungsgesetz? Käme nämlich das Spannungsgesetz wie beim ruhenden Leukocyten voll zur Wirkung, so müsste das Centrum die deutliche Tendenz nach der Zellenmitte zeigen. Hier bei der Cylinderzelle ist insofern das Spannungsgesetz nicht völlig aufgehoben als die drei kritischen Punkte der Zelle, nämlich die Mitte der ganzen Masse des Zellkörpers, die Mitte des Kerns und die Mitte des Mikrocentrums auf einer geraden Linie liegen, dagegen hat hier bei der Cylinderzelle das Centrum die Neigung, sich auf der gedachten Geraden nach der Zellenperipherie hin zu verschieben. Hier müssen Nebenursachen wirksam sein, welche dem bewegten Körper eine Richtung erteilen, die der gewöhnlich zu beobachtenden Bewegungsrichtung direkt entgegengesetzt ist. Es fragt sich daher erstens, welches sind die Nebenursachen, durch deren Wirkung das Centrum gegen die Zellenoberfläche hin getrieben wird und zweitens, welches ist der Zweck dieser spezifischen Einrichtung. Über den ersten Punkt lässt sich bis jetzt nichts Genaueres ermitteln. Was aber den physiologischen Zweck der oberflächlichen Feststellung der Centren angeht, so vermutet M. Heidenhain, dass diese Festlegung der Centren im Zellenkopfe sich als eine Vorrichtung erklärt, welche in diesen Spezialfall der Cylinderzelle eine besondere Bedeutung für den Ablauf der Mitose haben muss. Die Besonderheit der Mitose einer Cylinderzelle besteht nun in der bekannten Thatsache, dass die zu Beginn der Mitose sich absondernde Cylinderepithelzelle innerhalb des Epithels in der Richtung nach der freien Oberfläche zu, d. h. also in der Richtung nach dem Mikrocentrum zu hinaufsteigen. Hierbei bleibt nach M. Heidenhain die freie Endfläche der Zelle nach wie vor in ihrer ursprünglichen Lage zwischen den Endflächen der Nachbarzellen und es retrahiert sich gleichsam der übrige

Zellenkörper auf diese Stelle hin. M. Heidenhain vermutet nun, dass das oberflächlich gelegene Centrum hierbei gleicherzeit ein Punctum fixum für die Zellensubstanz abgiebt, durch welches die Richtung des Kontraktionsvorganges bestimmt wird. Aus dem Früheren geht hervor, dass bei den Cylinderzellen die Mikrocentren auf eine Linie zu liegen kommen müssen, welche durch Kern und Zellmittelpunkt hindurch konstruiert wird und die Spindelfigur muss senkrecht zu dieser Linie, der Zellenachse stehen. Dies ist der einfachste Fall. Werden durch eine Zellenteilung zwei Tochterzellen so gebildet, dass in den beiden Zellhälften, welche den künftigen Tochterindividuen entsprechen, die gleichen Prozesse in der gleichen Weise zum Ablauf kommen, so müssen auch auf die beiden Tochtercentren in gleichen Zeiten die gleichen Kräfte einwirken. Dann würden, nach M. Heidenhain die Bahnen der Tochtercentren symmetrische, spiegelbildliche Kurven bilden und es würde die Verbindungslinie der Centren, bezw. die Spindel immer derart verschoben werden, dass sie jederzeit mit sich parallel bleibt oder besser jederzeit die Richtung senkrecht zur ursprünglichen Achse der Mutterzelle innehält. Die Centren bewegen sich um den Kern in ebenen Kurven, „sodass ihre Verbindungslinien mit dem Kern, die Radii vectores, in gleichen Zeiten gleiche Flächenräume beschreiben.“ Das würde die Grundform der Bewegung der Tochtercentren im einfachsten Fall sein. Bleibt nun ein Epithel wie das des Centralkanals auf längere Zeit hinaus einschichtig und sind die Achsen der Tochterzellen noch zur Zeit der Anaphase in der übergrossen Mehrzahl der Fälle paratangential orientiert, während sie in der darauffolgenden Zellenruhe dann sämtlich gegen die erstere Stellung von 90° gedreht sind, so folgt, dass eine solche Drehung des Radius vector um 90° während der mitotischen Schlussbewegung stattfinden muss. So leitet sich aus dem Spannungsgesetz ab, dass eine Drehung der Achse um 90° während der Telephase die Bedingung der Entstehung eines einschichtigen Cylinderepithels ist. Allerdings ist diese Drehung direkt bisher nicht beobachtet. Aber einerseits sind tausende von ruhenden Zellen beobachtet, deren Radii vectores von der freien zur basalen Fläche des Epithels gehen und andererseits liegen Tausende von Teilungsfiguren vor, deren Spindel in der Richtung der Epithelebene liegen. Daraus folgert M. Heidenhain mit Recht, dass eine Schlussdrehung um den Betrag von 90° wirklich stattfindet. Tritt diese nicht ein, dann muss ein Dickenwachstum des Epithels resultieren. Dieses Faktum, dass bei solchen Cylinderepithelien, welche einschichtig sind und bleiben, ein gesetzmässiger Drehungswinkel von 90° vorhanden ist, bezeugt den heuristischen Wert des Spannungsgesetzes im hohen Masse, denn auf Grund der Theorie gelang es M. Heidenhain eine Vorhersage zu machen und die Thatsache selbst dann hinterher am Objekt aufzufinden.

Zu sehr ähnlichen Resultaten wie M. Heidenhain ist Rabl gekommen auf Grund seiner Hypothese, dass die Zelle ein polardifferenzierter, bilateral-symmetrischer Organismus sei, wie wir das oben näher ausgeführt haben, aber ohne dass sich dieser Autor den Schlussfolgerungen M. Heidenhains anschliesst. Die Zellachse Rabls unterscheidet sich im Prinzip wesentlich von der M. Heidenhains, doch weichen beide häufig nicht wesentlich von einander ab, so stimmen beide Achsen bei den Epithelien in Beziehung auf ihre Richtung in der Hauptsache mit einander überein. Ich gebe zum Vergleich in Fig. 29 das neue Rablsche Zellschema, zu dem Rabl durch seine Studien über Zellteilung gekommen ist, indem er sich fragte, warum teilt sich eine Zelle nicht in beliebig viele Stücke, warum nicht heute in zwei, morgen in drei, ein andermal in sechs oder zehn? Es ist nichts weniger als selbstverständlich, sagt Rabl, dass sich eine Zelle unter normalen Umständen immer nur in zwei Zellen teilt. Die Thatsache wird aber, nach Rabl, verständlich, wenn man annimmt, dass die Fäden der Filarmasse oder die Gerüstbalken des Zellleibes von zwei Seiten her in gleicher Stärke an das Centralkörperchen angreifen. Bei dieser Anordnung wird es verständlich, warum sie, wenn sie sich kontrahieren, das Centralkörperchen nach zwei Richtungen hin auseinanderziehen und damit auch die Zweiteilung des Zellkernes einleiten. Den Grund der Zweiteilung sieht also Rabl in der Organisation der Zelle; diese Organisation kann nach diesem Autor, wenn sie eine Zweiteilung bewirken soll, nur eine bilateral-symmetrische sein. Wird die bilaterale Symmetrie gestört, greifen die Gerüstbalken nicht mehr von zwei, sondern von drei oder mehr Seiten in gleicher Stärke an das Centralkörperchen an, so werden sogenannte pluripolare Teilungsfiguren die notwendige Folge sein.

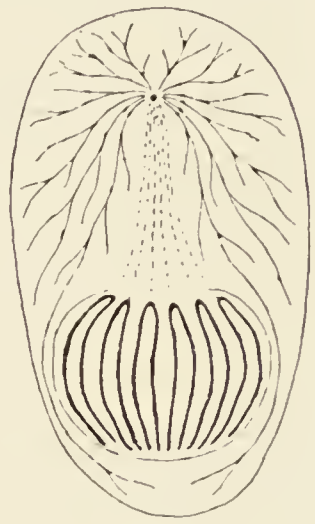


Fig. 29.
Nach Rabl.

Bewegungsvorgänge.

Zu den allgemeinen Eigenschaften der Zellen gehören vor allem ihre selbstthätigen Bewegungen, von denen wir bereits die Erscheinungen innerhalb der lebenden Pflanzenzellen ausführlich mitgeteilt haben. Auf die Kontraktilität, welche ebenfalls zu den allgemeinen Zelleigenschaften gehört und welche an den Muskelzellen in spezifisch typischer Weise ausgebildet ist, sowie auf die Geissel- und Flimmerbewegung, kann hier, wo es sich um die Darstellung der Grundzüge der allgemeinen Anatomie handelt, nicht näher eingegangen werden, sondern müssen diese wichtigen Gebiete den Physiologen überlassen bleiben.

Dagegen sind einige Arten von Bewegungsvorgängen hier nicht zu umgehen. Namentlich die automatischen Bewegungen nackter Zellen haben für unser Gebiet, besonders neuerdings durch die Untersuchungen von W. Roux und W. His, ein ganz hervorragendes Interesse bekommen.

Bei freilebenden Zellen führen Massenverschiebungen und Umrissänderungen des Protoplasmas dahin, dass solche Zellen auf einer festen Unterlage sich fortzubewegen, also Ortsveränderungen vorzunehmen im Stande sind. Es wird dabei in einer Richtung ein Fortsatz vorgeschoben, an der entgegengesetzten Seite eingezogen; das Ergebnis ist eine Vorwärtsschiebung des ganzen Zellorganismus. Am schönsten zeigen diese Bewegung die Amöben, weshalb man diese Bewegung als amöboide Bewegung bezeichnet hat. Einzellige Algen, Pilze und Keime grösserer Gewächse, Plasmodien, Rhizopoden, bei den vielzelligen Tieren die weissen Blutkörperchen (Leukocyten) und viele Zellen im Jugendzustande haben diese Eigenschaft. Unter den Rhizopoden ist Gromia oviformis ein klassisches Objekt zum Studium der Protoplasmabewegung. Von dem aus der Kapsel herausgetretenen Protoplasma entspringen, wenn der kleine Organismus nicht gestört worden ist, sehr zahlreiche, lange und feine Fäden, die sich in radiärer Richtung wie Strahlen nach allen Seiten im Wasser ausbreiten, hie und da Seitenäste abgeben und zuweilen auch durch solche netzförmig untereinander verbunden werden. Auch die feinsten Protoplasmafädchen zeigen Bewegung. Bei starker Vergrösserung sieht man nach Max Schultze ein Gleiten, ein Fliessen der in die Fadensubstanz eingebetteten Körnchen. Mit grösserer oder geringerer Schnelligkeit ziehen sie in dem Faden, entweder dem peripherischen Ende desselben zu, oder in der umgekehrten Richtung, oft sogar in den dünnsten Fäden in beiden Richtungen zugleich. Körnchen, die sich begegnen, ziehen entweder einfach aneinander vorbei oder bewegen sich umeinander, bis nach einer kleinen Pause beide ihre ursprüngliche Richtung fortsetzen oder eins das andere mit sich nimmt. Nicht alle Körnchen eines Fadens bewegen sich mit gleicher Schnelligkeit, sodass oft eines das andere überholt oder an dem langsameren in seiner Bewegung stockt. Viele laufen offenbar an der äussersten Oberfläche der Fäden, über welche man sie deutlich hervorragen sieht. Oft bemerkt man auch grössere Substanzklümpchen, wie spindelförmige Anschwellungen oder seitliche Auftreibungen eines Fadens in ähnlicher Bewegung wie die Körnchen. Selbst fremde Körper, welche der Fadensubstanz anhaften und in sie aufgenommen werden, schliessen sich dieser Bewegung an, deren Geschwindigkeit bis 0,02 mm in der Sekunde erreichen kann. Wo mehrere Fäden zusammenstossen, sieht man die Körnchen von einem auf den anderen übergehen. An solchen

Stellen befinden sich oft breitere Platten, welche aus einer stärkeren Anhäufung der Fadensubstanz hervorgegangen sind.

Engelmann hat eine besondere Art der Protoplasmabewegung als Glitschbewegung bezeichnet. Bei Diatomeen z. B. ist der Protoplasmakörper in eine Kieselschale, bei Oscillarien in eine Cellulosemembran eingehüllt. Nach aussen von dieser Hülle findet sich aber noch eine äusserst dünne Schicht von ganz körnchenfreiem Protoplasma, welches bei lebendem Organismus nicht wahrzunehmen ist, zuweilen aber nach Anwendung von Reagentien nachgewiesen werden kann. Dadurch nun, dass sich dieselbe auf der Kieselschale oder der Cellulosemembran nach einer bestimmten Richtung verschiebt, können sich die kleinen Organismen auf einer festen Unterlage gleitend oder kriechend fortbewegen.

Beobachtet man einen Leukocyten eines Frosches, so bemerkt man, dass derselbe ganz langsam, aber fortwährend Formveränderungen durchmacht. An der Oberfläche treten kleine Fortsätze von Protoplasma, die Scheinfüsschen oder Pseudopodien nach aussen hervor; meist bestehen sie zuerst aus hyalinem Protoplasma, in welche nach einiger Zeit Körnerplasma nachströmt. Dabei vergrössern sich die Füsschen, breiten sich aus und können dann an ihrer Oberfläche wieder neue kleinere Füsschen hervortreiben. Andererseits nehmen sie durch Zurückfliessen des Protoplasma ab und werden schliesslich ganz eingezogen, um sich an einer anderen Stelle des Körpers wieder auszubilden. Auf diese Weise führen die kleinen Zellen durch Ausstrecken und Einziehen ihrer Pseudopodien Ortsveränderungen aus und indem sie an der Oberfläche unterliegender Gegenständen anhaften, kriechen sie auf derselben und die Geschwindigkeit ihrer Fortbewegung lässt sich mikroskopisch messen. In einer Minute können dieselben eine Strecke von $^1/_2$ mm zurücklegen.

Bekanntlich wandern die farblosen Blutzellen aus der Blutbahn heraus durch die Wandung der Kapillaren und bewegen sich als „Wanderzellen“ in der Intercellularsubstanz des Bindegewebes oder zwischen den Epithelien und gelangen sogar an die freie Oberfläche der Schleimhäute.

Man hat sich vielfach bemüht, diese amöboide Bewegungen der nackten Zellen rein physikalisch zu erklären, namentlich indem man auf die Ähnlichkeit der Form der Amöben mit gewissen Substanzen wie Öltropfen und Ölschwämmen hinwies. Hierbei ist es interessant, wie man mit diesen komplizierte Bewegungsphänomene hervorrufen kann. Wir werden aber weiter unten sehen, wie gewichtige Bedenken man derartigen Ähnlichkeiten entgegenbringen muss.

Hier soll nur ausführlicher auf die Arbeiten von Rhumbler ein-

gegangen werden, welcher der Ansicht ist, dass das Ektoplasma des Amöbenkörpers keine dauernde Strukturschicht des Amöbenkörpers darstellen kann, sondern dass dieselben am Vorderende fortwährend neu erzeugt, gegen des Hinterende hin aber in das Innere gezogen und das Entoplasma wieder beigemengt werden muss. Ohne diesen Verwandlungsprozess des Ektoplasmas wäre nach Rhumbler ein Vorwärtskommen der Amöbe absolut ausgeschlossen, die lokale Erniedrigung der Spannung der Oberfläche könnte nach ihm nur eine Veränderung der Form, nicht aber eine Fortbewegung der Amöbe veranlassen. Diese Oberflächenspannung der Amöben ist nicht die gewöhnliche Oberflächenspannung homogener Flüssigkeiten, vielmehr wird sie hier bei den Amöben durch die Verdichtung des Ektoplasma erheblich grösser. Rhumbler glaubt sicher gestellt zu haben, dass während des Aussendens der Pseudopodien fortwährend Protoplasma aus dem Inneren der Amöbe auf deren Oberfläche tritt und hier unter dem Einfluss des äusseren Mediums verdichtet wird. Die verdichtete Oberfläche drängt nach Rhumbler durch diese Verdichtung die kleinen Körperchen aus sich heraus, die es bei seinem Aufenthalt im Innenkörper der Amöbe enthielt, in das Innere zurück, sodass die Amöbe aus zwei Körperschichten zusammengesetzt erscheint, einer äusseren, körnchenlosen, zäheren, welche als „Ektoplasma“ bezeichnet wird und einer inneren, dünnflüssigen, körnchenhaltigen, die man „Entoplasma“ zu nennen pflegt. Das Ektoplasma ist also ein Umwandlungsprodukt des Entoplasma, entstanden durch die die Oberfläche verdichtende Einwirkung des äusseren Wassers und die dadurch bedingte Zurückweisung der körnigen Einlagerungen. Diese Protoplasmaverdichtung an der Oberfläche, welche das äussere Medium nach Rhumbler zu Wege bringt, bewirkt, dass die Substanzteilchen des Ektoplasma desto fester aneinander liegen, je näher sie an der freien Oberfläche gelagert sind, da sie hier dem Verdichtungseinflusse des Aussenmediums stärker angesetzt wird. Auf diese Weise entsteht ein Verdichtungsgefälle im Protoplasma, das auf alles, was nicht selbst Protoplasma ist, wie ein Druckgefälle wirkt. Ein solches Druckgefälle (Verdichtungsgefälle, kein Konzentrationsgefälle einer gelösten Substanz) stösst alle Einlagerungen von der Amöbenoberfläche in das Entoplasma zurück.

Wenn nun beim Ausrecken der Pseudopodien an der Oberfläche aus dem Innern der Amöbe aufsteigendes Protoplasma zu Ektoplasma verdichtet wird, so wird andererseits nach Rhumbler auch Ektoplasma wieder in das Innere verlagert und zu Entoplasma umgewandelt. Dies folgt schon aus der Überlegung, dass sonst ein andauerndes Vorwärtsfliessen der Amöbe eine ständige Zunahme der zähflüssigen Ektoplasmaschicht zur Folge haben müsste, sodass schliesslich, wie Rhumbler

sich ausdrückt, eine lange Zeit umhergekrochene Amöbe fast ganz aus Ektoplasma bestände. Nun wissen wir aber, dass die Quantitäten des Ektoplasmus und Entoplasmas auch bei andauernden Bewegungen keine auffällige Schwankungen zeigen. Dieser Ektoplasma-Entoplasma-Umwandlungsprozess ist nach Rhumbler bei manchen Amöben leicht zu beobachten, kann aber bei verschiedenen Amöben in seinen Details einigermassen verschieden verlaufen. Er ist darauf zurückzuführen, dass das Ektoplasma, welches in die tieferen Schichten des Amöbenkörpers verlagert und dadurch der Verdichtung entzogen wird, seinen zähflüssigen Charakter verliert und sich mit dem Entoplasma mischt. Während der Ento-Ektoplasmaprozess eine ektoplasmatische Oberflächenvergrösserung der Amöben ermöglicht, bewirkt umgekehrt der Ekto-Entoplasmaprozess eine ektoplasmatische Oberflächenverkleinerung. Nach Rhumbler kommt nun auf Grund dieser Vergrösserungen und Verkleinerungen der Oberfläche die Fortbewegung der Amöbe zu stande.

Wenn an verschiedenen Stellen der Amöbenoberfläche gleichzeitig durch innere und äussere Einwirkungen sehr verschiedene Erniedrigungen und auch Erhöhungen der Spannung der Oberfläche eintreten, so wird die ektoplasmatische Oberfläche der Amöbe wie eine elastische Haut, welche aber nicht persistent ist, sondern aus stets wechselnden Teilchen besteht und welche einen flüssigen Inhalt umschliesst, aus- und eingezogen werden können. Die hierdurch bewirkte Hin- und Herschiebung des Inhalts wird zu den verschiedensten Strömungen Veranlassung geben, welche an temporär ruhenden Substanzen vorbeitreiben. Tritt nun irgendwo durch innere Vorgänge oder äussere, etwa chemotropische, Einwirkungen an der Oberfläche der Amöbe eine lokalbeschränkte Herabminderung der Oberflächenspannung ein, so fliesst die Körpermasse nach der Stelle der Spannungserniedrigung hin und wölbt sie zu einem Pseudopodium vor, auf dessen Spitze neues Ektoplasma erzeugend. Durch das Fortströmen der Innenmasse häuft sich das Ektoplasma zu dickerer Schicht zusammen, hierdurch werden die unteren Schichten des älteren Entoplasmas dem Einfluss des äusseren Mediums entzogen und dadurch zu Entoplasma umgewandelt. Während also, nach Rhumbler, an den vorwärtigen Teilen einer vorwärts kriechenden Amöbe neue Oberfläche erzeugt wird, wird hinterwärts alte Oberfläche einkassiert und alles, was zwischen der alten und der neuen Oberfläche am Leibesinhalt der Amöbe gelegen ist, wird nach der Seite der neuen Oberfläche hin fortgedrückt; unter solchen Umständen muss nach Rhumbler die Amöbe selbst noch vorwärts kommen, vorausgesetzt, dass ihre Reibung auf dem Untergrunde gross genug ist. Diese wird aber vermittelt durch die Absonderung einer klebrigen Substanz, die z. B. nach Berührung der Amöbenoberfläche mit einer Glasnadel an

dieser hängen bleibt und sich dann zu erstaunlich langen Fäden ausziehen lässt. Diese Substanz ist nach Rhumbler momentan verändertes Protoplasma und wird beim Vorwärtskriechen am Vorderende der Amöbe abgeschieden, zersetzt sich bald und verliert damit ihre Haltekraft. So klebt sich während des Vorwärtskriechens die Amöbe mit ihrem Vorderende an ihre Unterlage mehr oder weniger fest, während ihr Hinterende sich von der zersetzten Substanz von selber löst.

Man hüte sich aber, diese Rhumbler'sche Auffassung der Amöbenbewegung ohne weiteres auf alle amöboide Bewegungen zu übertragen. Es scheint fast, wie wir gleich sehen werden, als ob fast bei jeder Zellart typisch verschiedene Vorgänge stattfinden, wodurch natürlich die physikalische Analyse weiter enorm erschwert wird.

W. His hat an den lebenden Zellen des Salmonidenkeimes die Zellenbewegung in ausgezeichneter Weise erforscht. Diese Zellen bewegen sich lebhaft bereits bei gewöhnlicher Temperatur und lassen sich vortrefflich im flüssigen und durchsichtigen Dotter des eigenen Eies beobachten, und diese Beobachtung lässt sich an gefärbten Schnitten ergänzen. W. His beschreibt die Bewegungsweise dieser Lachskeimzellen so, dass nach einiger Zeit der Ruhe der hyaline Randsaum an einer oder mehreren Stellen buckelige, stets von gerundeten Konturen umgebene Vorsprünge treibt. Diese bleiben zuerst hyalin, dann strömen mit einem Ruck Körner in sie ein, die ganze Masse gerät in Bewegung, dann stellt sich wieder Ruhe ein und das Spiel beginnt nach einiger Zeit aufs Neue. Auffallend ist in manchen Zellen, wie rasch Hyaloplasma sich ansammeln und wie vollständig es andererseits wieder zu schwinden und anscheinend in Körnerplasma sich umzuwandeln vermag. Bald sind die Zellen bis zum Rande getrübt, bald sind sie mit breiten Auswüchsen durchsichtiger Substanz besetzt. Diese treten rasch auf, nehmen rasch an Ausdehnung zu, und ihr Hervortreten führt zu ausgiebigen Formveränderungen der Oberfläche. Die Trübung durchsichtiger Bezirke, soweit es sich nicht um ein massenhaftes Nachströmen von Körnerplasma handelt, erfolgt dagegen meistens allmählich und ohne nachweisliche Verknüpfung mit Formveränderung der Zellen. Geht das Einströmen des Körperplasmas lebhafter vor sich, so bekommt man den Eindruck, als ob die innere Masse flüssiger als die äussere, in einen von dieser gebildeten Sack nachflösse. Ist das Körnerplasma sparsamer geworden, so sieht man Körner einzeln oder zu zweien und dreien in die hyalinen Gebiete hineinrücken, bald langsam gleitend, bald mehr ruckweise. Die Körner können bis dicht an den äusseren Zellenrand gelangen. Die von den Zellen ausgehenden Auswüchse treten stets in Form gerundeter durchsichtiger Buckel auf. Von einem Zerfliessen oder einem peripherischen Ineinanderfliessen von Fortsätzen, wie es bei Rhizopoden neben der hier beschriebenen

Bewegungsform vorkommt, ist nie eine Spur zu bemerken. Hier können sich neue Buckel bilden, während früher vorhandene sich zurückbilden, es können aber auch an benachbarten Stellen gleichzeitig zwei oder drei Hervortreibungen entstehen und benachbarte Buckel, die anfangs getrennt hervortreten, können bei weiterem Auswachsen mit ihrer Basis ineinanderfliessen.

Im Ganzen, so sagt W. His, hat es bei diesen Bewegungsvorgängen den Anschein, als ob die hyaline, die Peripherie der Zellenleiber einnehmende Masse die aktiv bewegliche sei, und als ob das Verhalten des Körperplasmas von ihr bestimmt werde? Allein dies ist nur scheinbar,

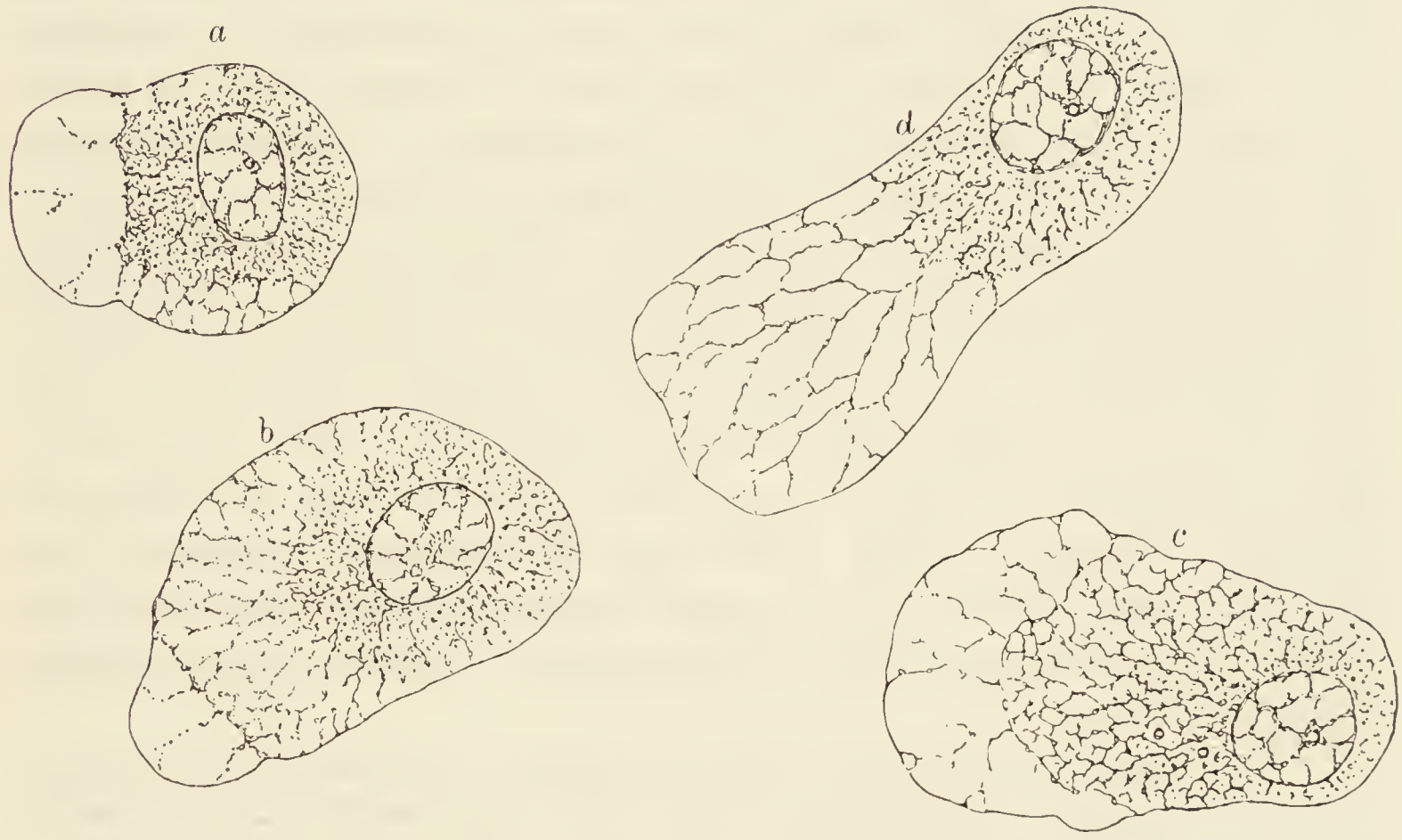


Fig. 30.

Zellbewegungsformen nach W. His mit dem mosphoplasmatischen Gerüst. Isolierte Zellen des Salmonidenkeims.

vielmehr ist das Morphoplasma nach W. His die aktiv bewegliche Substanz. An fixierten Zellen, welche Bewegungsformen zeigen, welche völlig denen entsprechen, die man an den lebenden, in Bewegung begriffenen Zellen wahrnehmen kann, sieht man an einem Ende, wie beistehende Abbildungen Fig. 30 zeigen, einen scharf abgesetzten hyalinen Buckel, der von sehr feinen und vereinzelten körnertragenden Fäden durchsetzt wird. Das Hyaloplasma tritt aber nirgends nackt zur Oberfläche heran, es bleibt stets von einer plasmatischen Grenzschicht umhüllt, und in diese inserieren sich die feinen, aus der Tiefe der Zelle kommenden Gerüstpfeiler. Der hyaline Vorsprung aller dieser Zellen besteht nicht aus reinem Hyaloplasma, er unterscheidet sich vom übrigen Zellenleib

nur dadurch, dass das Morphoplasmagerüst sehr fein und sparsam ist, das Hyaloplasma demnach mächtig überwiegt. Andere hyaline Randgebiete der Zellen sind von einem lockern Gerüst netzförmig verbundener Fäden durchzogen. Auch im Hauptkörper der Zellen scheiden sich dichte und minder dichtgefügte Abschnitte. Es zeigt Zelle *b* einen auffallenden Unterschied im Verhalten des den Kern umgebenden und des nach aussen davon liegenden Gebietes. Je lockerer das Gefüge, um so klarer tritt das Fadengerüst des Zellenleibes hervor. Diese Verschiedenheiten im Gefüge des Zellengerüstes sind nach W. His in völlig ungezwungener Weise mit dem Wechsel im Aussehen der lebenden Zellen in Zusammenhang zu bringen. Den frisch hervorbrechenden hyalinen Buckeln der lebenden entsprechen die völlig gerüstarmen hellen Auswüchse der fixierten Zellen. Wenn wir in jenen vereinzelte dunkle Körnchen bis zum Rande vordringen sehen, so zeigt uns die Beobachtung an fixiertem Material, dass solche Körnchen nicht frei im Hyaloplasma zu liegen pflegen, sondern dass sie von zarten, wegen ihrer Feinheit und Blässe unsichtbar bleibenden Fäden eingeschlossen sind. Die Trübung hyaliner Zellenabschnitte kann an der lebenden Zelle entweder rasch, durch anscheinendes Einströmen der Körpermasse vor sich gehen oder allmählich. Im letzteren Fall trübt sich die Substanz anfangs fast unmerklich, sie sieht zunächst wie fein durchstäubt aus und gewinnt erst nach und nach ein eigentlich körniges Aussehen. Diesen Stufen fein durchstäubten Ansehens entsprechen nach W. His die lockeren Gerüstbildungen. Mit der Verdichtung der letzteren treten die zunehmende Trübung und das käsige Aussehen hervor.

Die Abgrenzung hyaliner Auswüchse gegen die Plasmamasse wechselt in ihrer Schärfe. An manchen Zellen tritt eine scharfe dunkle Grenzlinie hervor, die den Eindruck einer echten Zona limitans macht.

Aus diesen Bildern in Verbindung mit der Beobachtung am lebenden Material zieht W. His den Schluss, dass völlig gerüstarme, hyaline Massen an Stellen auftreten können, die zuvor von einem dichten Plasmagerüst durchsetzt waren und in denen zahllose kurze und dicht beisammen stehende Fäden den Zusammenhang mit der Grenzschicht unterhalten hatten; andererseits können hyaline, von sparsamen Fäden durchzogene Stellen wieder von dichteren Gerüsten erfüllt werden. Die so rasch erfolgende Bildung weiter gerüstfreier Räume ist nach W. His kaum verständlich ohne die Annahme, dass vorhandene Plasmabildungen aufgelöst worden sind, und ebenso führt die Art, wie hyaline Bezirke wieder mit Gerüsten erfüllt werden, zur Überzeugung, dass es sich um wirkliche Neubildungen, um eine Art von innerer Pseudopodienbildung handle. Bei vielen Autoren gilt es als feststehend, dass die körnerfreie Substanz, mag sie eine Aussenschicht bilden oder als Achsenfäden im Innern von

Pseudopodien liegen, die zähere, die körnerhaltige dagegen die flüssigere sei. Diese an den Rhizopoden gemachte Erfahrung hat nach W. His keine allgemeine Gültigkeit. Das Hyaloplasma lebender Keimzellen ist nach ihm unzweifelhaft flüssig. Aus verletzten Zellen läuft es aus und die aus benachbarten Zellen kommenden Ströme fliessen zusammen. Es ist offenbar sehr zähflüssig. Von einer inneren Organisation ist bis jetzt nichts wahrnehmbar und es kann wahrscheinlich eine Vermischuug in beliebiger Weise vor sich gehen. Ganz anders das Morphoplasma. Bei aller inneren Veschiebbarkeit dieser Substanz ist ihr Aufbau ein streng gesetzmässiger und es ist nach W. His nicht denkbar, dass eine durch äussere Kräfte bewirkte Zerstörung dieses Aufbaues wieder ausgeglichen werden kann. Die nachweisbare Organisation im Morphoplasmagerüst der Zellen und das Fehlen einer solchen im Hyaloplasma lassen darauf schliessen, dass die aktiven Leistungen der Zellen, mögen sie sich auf äussere Formveränderungen beziehen oder auf innere Verschiebungen, vom morphoplasmatischen Gerüst ausgehen, und dass das Hyaloplasma dabei eine sekundäre, mehr passive Rolle spielt. Der Grund, so sagt His weiter, den man für die aktive Leistung der hyalinen Substanz bei Zellkonstruktion anführen konnte, war die anscheinende Spontanität, mit der sich zunächst die hyaline Rindenschicht vortreibt. Von dem Moment an, wo wir aber wissen, dass die hyaline Rinde ihrerseits noch von einer morphoplasmatischen Haut überzogen und von morphoplasmatischen Strahlen durchsetzt ist, ergiebt sich die Möglichkeit einer völligen Umgestaltung der thatsächlichen Befunde. Eine Erschlaffung der Grenzschicht und den zu ihr hinführenden Strahlen muss zu einer peripheren Ausbreitung von Hyaloplasma, bezw. zur Bildung eines buckelförmigen Pseudopodiums führen, Kontraktion jener Teile kann dieses wieder zum Schwinden bringen. Ob das nachträgliche Einströmen körniger Massen in ein hyalines Pseudopodium als Kontraktions- oder als Erschlaffungsvorgang zu deuten sei, lässt W. His unerörtert.

Sehr interessant besonders auch in Hinsicht auf den weiter unten näher zu erörternden, von W. Roux entdeckten Cytotropismus ist die Beobachtung der sogenannten „fingerförmigen Plasmafortsätze“ von W. His, deren Schilderung ich noch diesem Autor hier anschliesse.

In gewissen Fällen sammelt sich an den Keimzellen der Bachforelle das Hyaloplasma einseitig als ein cylindrischer Körper an, während das Körnerplasma an dem anderen Ende mit schmaler Umhüllung zurückbleibt. Die Zelle, so kann man sich ausdrücken, wird zu einem einzigen grossen Pseudopodium. Treiben nebeneinander liegende Zellen ihre Pseudopodien in etwas divergenter Richtung hervor, so liegt nach W. His der Vergleich mit den gespreizten Fingern einer Hand sehr nahe, zumal die Fortsätze vielfach eine phalangenartige Zwei- oder Dreigliederung zeigen.

Solche fingerförmige Fortsätze hat W. His namentlich an Zellen in etwas vorgerückteren Furchungsperioden beobachten können. Wird der Inhalt von Bachforelleneiern in der Periode zwischen Ablauf der Furchung und der Embryobildung in eine Ranvier'sche feuchte Kammer gebracht, so kommen die Zellen zum Teil in grösseren zusammenhängenden Massen zur Beobachtung, zum Teil einzeln oder als kleinere Klumpen von wenigen Zellen. Nur kurze Zeit behalten diese Zellen ihre anfänglich vorhandenen rundlichen Formen bei. Alle am Rand der Zellenhaufen befindlichen Elemente treiben fingerförmige hyaline Fortsätze, die frei über die Oberfläche des Zellenhaufens hervortreten und diesen ein eigentümlich unruhiges Aussehen verleihen, dabei erfolgt das Hervortreten der fingerförmigen Fortsätze stufenweise. Zunächst treten nahe bei einander hyaline Buckel auf, die an ihrer Basis in einander übergehen und von denen schliesslich einer das Hyaloplasma der übrigen in sich aufnimmt. Ist an einem Zellenhaufen die Hervortreibung fingerförmiger Fortsätze auf ihrem Höhepunkt angelangt, so ist dessen Hyaloplasma völlig an die Peripherie gelagert und das Innere des Haufens umschliesst das zurückbleibende Körnerplasma. Bald verbiegen sich die fingerförmigen Fortsätze, bekommen Einschnürungen und werden zuletzt eingezogen, während an anderen Stellen neue Buckel hervorsprossen.

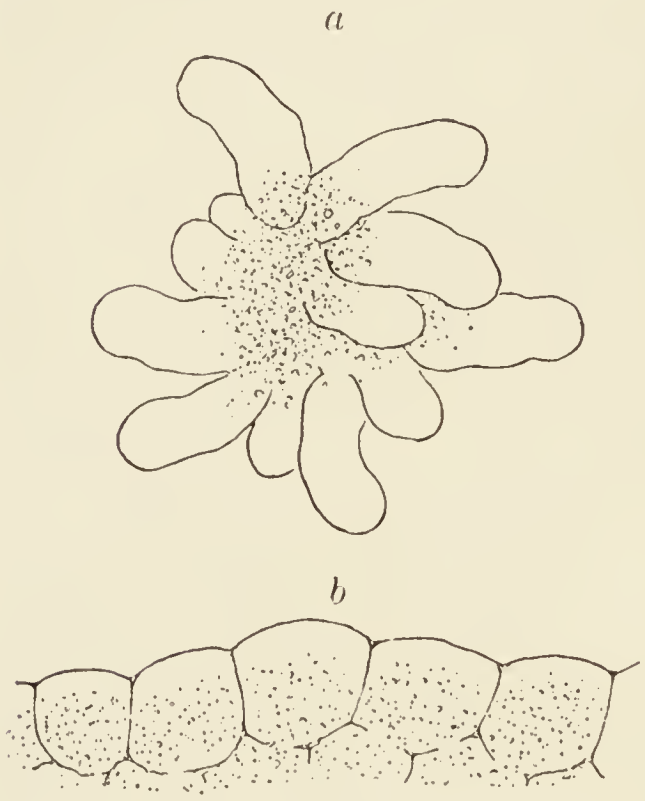


Fig. 31.

Keimzellen der Bachforelle mit (*a*) fingerförmigen Protoplasmafortsätzen und (*b*) Umprägung dieser Zellen zu epithelartigen Schichten. Nach W. His.

An freischwimmenden Zellen konnte W. His die Umgestaltung der ausgeprägten Fingerform bis zur annähernden Kugelform verfolgen. Letztere tritt ein nach einem halben oder ganzen Tag, sodass man nach dieser Zeit nur noch rundliche Zellen findet. Da, wo die Zellen in Haufen zusammenliegen, hat sich ihre gemeinsame Oberfläche geglättet und die an der Oberfläche des Haufens liegenden Zellen treten nur noch wenig oder gar nicht mehr aus der Reihe hervor. Schliesslich können sie sich wie beistehende Figur in *b* zeigt, geradezu zu epithelartigen Geschwulstschichten aneinanderpassen und anstatt rein kugeliger, eckige Form annehmen. Um gleichzeitig grössere Mengen von Zellen zur Bildung fingerförmiger Fortsätze, welche an Keimzellen in natürlichen Verhältnissen nicht vorkommen, zu veranlassen, bedarf es besonderer Be-

dingungen und W. His ist geneigt, dabei an einen chemischen Reiz, etwa den Sauerstoff der Luft oder den Einfluss der Dotterflüssigkeit in den die Zellen nach Eröffnung des Eies schwimmen, zu denken.

W. Roux hat, bei sehr eingehenden Studien über Selbstordnung sich berührender Furchungszellen des Froscheies, fast alle überhaupt denkbaren Umordnungsvermögen bei den Furchungszellen als wirklich vorhanden nachweisen können und diese Vermögen sind nicht bloss in typischen entwickelungsfähigen Komplexen von Furchungszellen vorhanden, sondern sie sind, wie Roux sich ausdrückt, elementare, den einzelnen Zellen zukommende Funktionen, die sich bethätigen können, sobald zwei oder mehr Zellen unter geeigneten Verhältnissen in Berührung geraten. Diese Funktionen tragen zur Herstellung der bei allen Individuen einer Art oder mindestens bei den Descendenten derselben Eltern in derselben Weise wieder gebildeten Gestaltungen bei, und wir werden daher uns bei späterer Gelegenheit noch genauer mit ihnen zu beschäftigen haben.

Hier für die allgemeine Betrachtung der Bewegungungsvorgänge mag vorläufig eine kurze Zusammenfassung der Roux'schen Resultate genügen, wie dieser Forscher sie selbst am Schluss seiner Arbeit aufgestellt hat.

Das Vermögen der Selbstordnung (Cytotaxis) der Furchungszellen vollzieht sich durch folgende besondere Selbstordnungsvermögen:

1. Der Cytotropismus, die aktive Näherung von einander entfernten Zellen, resp. die aktive Entfernung der Zellen von einander;

2. Das Zellgleiten (Cytolisthesis) sich berührender Zellen. Dasselbe kann a) „gleitende Zellwanderung", b) „gleitende Drehung" der Zelle um ihren Schwerpunkt ohne Verlagerung desselben, c) Kombination beider bewirken.

3. Die Selbstzusammenfügung der Zellen (Cytarme), welche sich bis zum Schluss der äusseren Trennungsfurche und selbst bis zum Schwunde einer sichtbaren inneren Grenzschicht steigern kann und letzteren Falls zur scheinbaren oder wirklichen Zellverschmelzung führt;

4. Die Zelltrennung (Cytochorismus), die teilweise oder vollkommene Lösung der vorher ausgegangenen Zusammenfügung.

5. Das Vermögen der Selbstgestaltung der Zellen und

6. das Vermögen der Unordnung der Zellsubstanz innerhalb der Zelle und zwar zum Teil in einer durch die Lage der Berührungsstellen mit den Nachbarzellen bedingten Weise.

Die Plateau'schen Gesetze welche für homogene Flüssigkeitsstoffe oder Flüssigkeitsmembrane (Seifenblasen) gelten, besagen, dass die Oberfläche eines solchen Tropfens oder Membran bei gegebenem Rauminhalt oder gegebener Begrenzungslinie ein Minimum ist, dass also

solche Gebilde das Bestreben haben, die Oberfläche des umschlossenen Inhalts möglichst klein zu bilden. Berthold, O. Bütschli und G. Quincke und andere haben, wie schon bemerkt, die Oberflächenspannng zur Ableitung von äusseren und inneren Gestaltungen und von Bewegungen freier Zellen zu verwenden versucht, indem sie die Plateau'schen Gesetze als die vollziehenden Wirkungsweisen hinstellten.

Dagegen wendet W. Roux sehr richtig ein, dass der Ähnlichkeiten zwischen organischen und anorganischen Gestaltungen sehr vielerlei sind, ohne dass daran auch die Ursachen die gleichen zu sein brauchen. Ehe wir auf eine Gleichheit der Ursachen schliessen dürfen, so führt W. Roux wiederholt aus, muss nachgewiesen werden, dass Übereinstimmung in den spezifischen, d. h. für die bestimmte Wirkungsweise charakteristischen Bildungen vorliegen und zwar nicht bloss Übereinstimmungen ersten, sondern auch zweiten Grades und diese Übereinstimmung muss auch bei experimentellen Abweichungen und Variationen sich noch zeigen und endlich ist es nötig, zu prüfen ob der Fall nur auf ähnliche oder gleiche Wirkung anderer Ursachen zurückgeführt werden kann und wie gross der Wirkungsumfang des betreffenden Prinzips wird.

Für die von W. Roux beschriebenen Formen der Cytotaxis (Selbstordnung der Zellen), zu der als Unterordnung der Cytotropismus gehört und auf die wir später wieder zurückzukommen haben, hat sich ergeben, dass die Gesetze der Oberflächenspannung die organische Gestaltung nicht beherrschen, und die spezifischen Gestaltungen nicht hervorbringen und erhalten können, sondern im Gegenteil, soweit sie zur ungehemmten Wirkung kommen würden, diese Gestaltungen vernichten würden. W. Roux hat bei der Selbstordnung sich berührender Furchungszellen des Frosches jede überhaupt denkmögliche Abweichung von dem Plateau'schen Gesetz beobachten können. Hierzu gehören die Abweichungen im Grad der Zusammenfügung (vollkommener Zusammenschluss), in der Krümmung der Berührungsflächen, in den Winkeln, welche die letztere mit einander bilden, in der feineren Zellgestaltung überhaupt, ja in dem Gleiten der Zellen einer gebogenen Reihe nach der Streckseite statt nach der konkaven Seite, in der Wiederlösung nach den Plateau'schen Gesetzen festester Verbindungen.

Dabei stellt der grösste Teil dieser Abweichungen direkt das Entgegengesetzte von dem vor, was die Plateau'schen Gesetze besagen und man kann sie also auch keineswegs als noch nicht vollkommen hergestellte Anordnungen auffassen, welche sich dem Verhalten homogener Flüssigkeitstropfen zu nähern streben. Die Plateau'schen Gesetze würden, wenn sie wirklich herrschten, einfach jeden freien Zellkomplex,

nach W. Roux, auf dem nächsten von der Ausgangsordnung möglichen Wege zur soliden Kugel mit lauter Dreiflächenkanten und Vierkantenecken gestalten. Jede andere Gestaltung widerspricht diesen Gesetzen, sodass dieselben das Spezifische der Lebensgestaltung bei allen Individuen derselben Art, charakteristisch für das Lebensgeschehen gegenüber dem anorganischen einfach-physikalisch-chemischen Geschehen.

Damit soll aber keineswegs, so führt Roux weiter aus, gesagt sein, dass die Plateau'schen Gesetze keinen Anteil an den organischen Gestaltungen haben. Vielmehr ist nur bewiesen, dass sie die organische Gestaltung nicht beherrschen, und die spezifischen Gestaltungen nicht hervorbringen und erhalten, ja wo diese Gesetze zur ungehemmten Wirkung kommen würden, würden sie diese Gestaltungen vernichten. Aber innerhalb dieser Schranken folgen vielfach die Differentiale zweiter Ordnung der gröberen Formung und der Zellgestaltung diesen Gesetzen.

Dementsprechend finden die Abweichungen von den Plateau'schen Gesetzen besonders während der Bildung der neuen äusseren und inneren Formen statt; in der darauf folgenden Ruhe tritt dagegen manchmal eine mehr den Plateau'schen Gesetzen entsprechende Gestaltung und Anordnung der Zellen ein.

Die Quintessenz der grundlegenden Roux'schen Untersuchungen finde ich darin, dass derselbe gezeigt hat, dass die Plateau'schen Gesetze bloss eine spezielle Art des Geschehens, einen Spezialfall aus der unendlich reichen Mannigfaltigkeit des möglichen Geschehens, bezeichnen, dass für die organische Gestaltung im allgemeinen die gestaltende Wirkung der Oberflächenspangsgesetze nur eine untergeordnete, nebensächliche ist, da die spezifischen, organischen Gestaltungen fast durchweg im Widerspruch zu diesen Gesetzen stehen. Mit Recht wirft Roux die Frage auf: Wodurch werden die vielen Abweichungen der organischen Gestaltungen von den Plateau'schen Gesetzen bedingt? Eine Frage, deren Beantwortung für uns deshalb von so einschneidender Bedeutung sein würde, weil gerade diese Abweichungen von dem Geschehen des anorganischen, die spezifischen und auf Grund der Vererbung typisch reproduzierten organischen Gestaltungen zum grössten Teil hervorgebracht werden.

W. Roux schränkt die schwierige Frage zunächst dabei ein: Ist es notwendig anzunehmen, dass diese Abweichungen durch eine neue, bisher unbekannte Wirkungsweise „vollzogen" werden, oder können sie auch durch die Oberflächenspange bewirkt werden?

W. Roux antwortet darauf, dass in der That alle die erwähnten Gestaltungen durch die Oberflächenspannungen der einzelnen „vollzogen" werden können, sofern die Oberflächenspannungen der einzelnen Zellen, resp. einzelnen Stellen der Zellen „entsprechend" verschieden

sind und wenn diese Spannungen selber zeitlich wechseln, namentlich wenn der Zellinhalt leicht umgestaltbar und leicht verschiebbar ist.

Dagegen ist es durchaus notwendig, dass diese örtliche und zeitliche Verschiedenheit der Oberflächenspannung, soweit durch sie „typische" das heisst bei den Individuen derselben Art, resp. bei den Nachkommen derselben Eltern stets in gleicher Weise wieder gebildete Gestaltungen hervorgebracht werden, selber eine „typische" ist. So kommt denn auch bei „Vermittelung" der bezüglichen typisch organischen Gestaltungen durch Oberflächenspannung, wieder die „typische Besonderheit" der einzelnen Zellen voll zur Geltung.

Also auch hier, so schliesst W. Roux, tritt an die Stelle des Herrschens der einfachen physikalischen Komponente der Spannung homogener Oberflächen, die Individualität der Zelle, welche als solche die Anordnung und die Gestalt der Zellen und die normale Gestaltung der an ihnen gebildeten Komplexe beherrscht. Die einfachen physikalischen Gesetze kommen bloss soweit zur gestaltenden Geltung, als ihre Wirkungen den Wirkungen der zumeist dem Nutzen angepassten und eventuell der morphologischen Selbstregulation vom Ganzen aus unterliegenden Zellqualitäten nicht widersprechen. Das schliesst, nach Roux, keineswegs aus, dass vereinzelt organische Gestaltungen bestehen und aufgefunden werden, die den Plateau'schen Gesetzen ganz oder fast ganz entsprechen.

Im folgenden gehe ich auf die speziellen Erscheinungen des Cytotropismus näher ein, weil gerade diese Art der Selbstordnung von Zellen, wie es scheint, sehr weit verbreitet ist, (man denke an die Geldrollenanordnung der roten Blutkörperchen) und zur Aufklärung vieler dunkler Phänomene der allgemeinen Anatomie voraussichtlich in Zukunft herangezogen werden wird.

W. Roux hat die für das Verständnis der allgemeinen anatomischen Verhältnisse die wichtige Entdeckung gemacht, dass isolierte Furchungszellen, welche sich in einem Abstande vom halben bis höchstens ganzen Zelldurchmesser von einander sich befinden, sich aktiv gegenseitig in der Richtung ihrer mittleren Verbindungslinie einander nähern. W. Roux bezeichnet diese Zellleistung als „Cytotropismus", nach Analogie von anderen Richtungsbewegungen.

Die Methode der Untersuchung dieser Eigenschaft besteht darin, dass W. Roux das kleingefurchte Ei von Rana fusca in einer indifferenten Flüssigkeit zerreisst oder zerschneidet und dann das Verhalten der unversehrten isolierten Zellen mit dem Mikroskop beobachtet. Dabei kommt es vor allem darauf an die unvermeidlichen Fehlerquellen aufs sorgfältigste auszuschalten, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann. Innerhalb weniger Minuten nach der Isolation kontrahieren sich die Zellen

zur Kugelform mit glatten Konturen. Die in geringem Abstand liegenden Zellen nähern sich alsbald, um sich schliesslich zu berühren. Liegen mehrere Zellenpaare mit geringem Abstand im Gesichtsfeld, so nähern sich gleichzeitig mehrere Paare in verschiedenen, den Verbindungslinien der Zellen jedes Paares entsprechenden Richtungen, was beweist, dass eine solche gleichzeitige Näherung von Zellen in mehreren verschiedenen Richtungen nicht durch Strömungen im Medium hervorgebracht werden kann. Schon kurze Zeit nach der Zerreissung des Eies sind nur noch sehr wenige Zellen zu sehen, die einander sehr nahe, etwa bloss $^1/_{15}$ Zelldurchmesser Abstand, während zuerst viele einander sehr nahe Zellen vorhanden waren, sodass in den wenigen Minuten fast alle einander sehr nahen Zellen sich bereits bis zur Berührung genähert haben. In der Regel ist, wie genaue Messungen ergeben, die Näherung der Zellen als eine vollkommen „direkte“, d. h. auf dem nächsten Wege erfolgende zu bezeichnen, indem sich jede Zelle in gerader Linie gegen den Massenmittelpunkt der anderen Zelle hin bewegt; doch kommen auch Seitwärtsbewegungen vor, die falls sie gering sind und bald etwas nach der einen bald nach der anderen Seite von der Mittellinie erfolgen, als Resultante doch eine direkte Näherung ergeben, sodass diese das gewöhnliche Verhalten der Furchungszellen darstellt. Es konnte W. Roux ferner feststellen, dass die Näherung eines Zellenpaares keine stetige ist, sondern in einzelnen Schritten erfolgt und dass nach jedem Schritt vorwärts gewöhnlich ein mehr oder weniger grosses Zurücksinken stattfindet. In Bezug auf das formale Verhalten der Zellen bei ihrer Näherung gegen einander lassen sich zwei Arten unterscheiden, nämlich einmal eine Entgegenstreckung durch Vergrösserung des Zelldurchmessers in Richtung auf die andere Zelle und zweitens eine „Zellwanderung“, die in niedriger Entgegenbewegung der ganzen Zelle besteht. Häufig sieht man, dass sich die Zellen ein wenig aber deutlich gegen einander zuspitzen, namentlich wenn die Zellen auf der Unterlage fixiert sind. Nach der Vereinigung machen die Zellen zuweilen starke amöboide Bewegungen nach verschiedenen Seiten hin. Sehr häufig kommt eine einseitige Näherung einer der beiden Zellen gegen die andere vor, ohne dass die andere Näherungsversuche macht. Auch während der Zellteilung konnte W. Roux Näherung einer anderen Zelle gegen diese oder beide Zellen beobachten. Das Tempo der Zellnäherung kann unter Umständen ein sehr langsames sein und über eine Stunde dauern. Auch geht die Näherungsbewegung bei geringem Abstand oft nicht rascher vor sich als bei grossem Abstand. Die letzte Näherung unmittelbar vor der Berührung dagegen ist gewöhnlich mit einer besonderen Beschleunigung verbunden.

Die bekannte Thatsache, dass die Furchungszellen amöboid beweglich sind, konnte W. Roux besonders gut an Zellen beobachten,

die durch Senkung in Medien (filtriertem Hühnereiweiss) auf der Unterlage fixiert waren. Die Pseudopodien waren meist aus der ganzen Substanz des Zellleibes gebildet, also protoplasmatische Pseudopodien, seltener entstanden ganz klar durchscheinende, schwach-gelbliche Pseudopodien, die ihre Grösse und Gestalt und ihren Ort an der Peripherie der Zelle viel schneller wechselten. W. Roux bezeichnet diese als paraplasmatische Pseudopodien. Manchmal konnte der Autor feststellen, dass die aktiv sich nähernde Zelle fixiert war, während die unthätige runde Zelle nicht am Boden haftete. Mit der längeren Zeit nach der Isolierung der Zellen nehmen die Erscheinungen der Zellnäherungen sowohl an Häufigkeit als auch an Grösse des Näherungsabstandes ab. Dagegen werden sie verstärkt durch die Wärme, sodass eine Temperatur von 20—28° C. begünstigend auf die Zellnäherung einwirkt. Es besteht eine absolute obere Grenze der Grösse des Zellabstandes, von dem aus die Näherung der Zellen zu beobachten ist und welche nicht überschritten werden darf. Dieser maximale Abstand beträgt 60 Mikromillimeter.

Von drei im Näherungsabstand befindlichen Furchungszellen verrät gewöhnlich eine Zelle grössere Beweglichkeit als die andere. Manchmal näherte sich die bewegliche Zelle auf direktem Wege einer der beiden anderen Zellen und zwar geschah diese Näherung nicht immer zwischen der von vornherein einander nächsten. Manchmal bewegt sich die betreffende Zelle nach keiner der beiden anderen Zellen direkt, sondern die Bewegung erfolgt in einer mittleren, zwischen den beiden direkten Verbindungslinien gelegenen Richtung, um sich erst allmählich mehr einer von beiden Zellen zuzuwenden.

Der Cytotropismus ist keineswegs auf isolierte Zellen beschränkt, sondern auch Komplexe von mehreren Zellen nähern sich einander. Wenn man zwei Komplexe, von denen jeder aus drei in einer geraden Linie aufgereihten und aneinander abgeplatteten Zellen besteht, im Abstand von nicht viel über einem halben Zelldurchmesser fast parallel nebeneinander legt, so nähern sich manchmal solche Komplexe mit ihren Enden nach einer Seite hin, um allmählich zur Berührung zu gelangen. Auch zwischen Zellkomplexen, deren Zellen noch gesondert sich vorwölben und in ihrer Nähe liegenden einzelnen Zellen findet Näherung statt, wobei sich entweder die Zelle dem Komplexe, oder ein kleiner Komplex von 3—4 Zellen sich einer einzelnen Zelle oder beide einander nähern. Dagegen nähern sich grössere Komplexe von sechs oder mehr Zellen als ganze nicht auch bei geringem Abstand, aber einige der in Näherungsabstand befindlichen Zellen zweier solcher Komplexe näherten sich manchmal einander durch stärkere Vorwölbung der betreffenden Zellen und unter teilweiser Loslösung aus dem Komplexe. Die zwischen Zellkomplexen stattfindende Näherung wird also von Zellen der einander

zugewendeten Oberflächen der Komplexe hervorgebracht. Besonders interessant ist die Beobachtung, über das Verhalten vieler isolierter Zellen zu einander. Liegen nämlich mehrere, z. B. 5—7 Zellen in Näherungsdistanz, so kommt es vor, dass alle miteinander ein System von Näherungswirkungen bilden, sodass alle die anfänglich getrennten Zellen schliesslich einen einzigen Komplex bilden.

Es kommt auch eine Art von negativem Cytotropismus vor, indem sich nämlich manchmal zwei rundliche in punktueller Berührung befindliche Zellen sich ein wenig von einander entfernen, wobei sich beide oder nur eine der beiden Zellen von einander abrunden. Das Auseinanderrücken erfolgt in der direkten mittleren Verbindungsrichtung beider Zellen. Es wurde dies auch an Zellen beobachtet, welche sich soeben erst bis zur Berührung einander genähert hatten.

Auch die Furchungszellen verschiedener Eier verhalten sich gegeneinander cytotropisch, sodass kein Unterschied von den Zellen desselben Eies zu konstatieren ist. An den Zellen älterer Entwickelungsstadien konnten in mehreren Fällen an den sich rundenden Zellen cytotropische Bewegungen deutlich nachgewiesen werden. Aber es fiel auf, so sagt Roux, dass die Zellen sich wiederholt bis zur Berührung näherten, diese letztere aber sogleich wieder lösten und zusammensanken, um aufs neue sich zu nähern, so mögen die Zellen schon höher differenzierter Organe in grösserer Zahl sich nicht mit einander vertragen als Zellen noch indifferenterer Stufen.

W. Roux fasst die Charakterisierung der Näherung folgendermassen zusammen.

1. Die Näherungen erfolgen an beiden einander nahen Zellen gleichzeitig, sind also gegenseitige Näherungen.

2. Die Näherungen geschehen in der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Fälle in Richtung der mittleren Verbindungsrichtung beider Zellen; es sind direkte Näherungen.

3. Diese Bewegung vollzieht sich sowohl unter Entgegenstreckung und Zuspitzung gegen einander wie

4. gleichzeitig oder ausschliesslich unter Entgegenwanderung der ganzen Zelle.

5. Die Näherung erfolgt nicht kontinuierlich, sondern schrittweise mit Ruhepausen, oder meist mit Zurücksinken zwischen den einzelnen Vorwärtsbewegungen.

6. Unmittelbar vor der Berührung beider Zellen findet oft eine erhebliche Beschleunigung der Näherungsbewegung statt.

Unzweifelhaft werden die so charakterisierten Zellbewegungen nicht passiv an den Zellen hervorgebracht, sondern stellen selbständige, vitale Zellleistungen dar.

Der Umstand, dass an vielen Zellen keine direkte Näherung zu beobachten ist, kann entweder auf dem Fehlen, resp. zu schwachen Vorhandensein positiv cytotropischer Wirkungen oder auf die cytotropische Bewegung hemmenden inneren oder äusseren Momenten beruhen. Zu den hemmenden Momenten gehören niedrige Temperatur und Mangel des Lichtes, ferner die durch die Isolierung geschaffenen mechanischen Schädigungen. Vermutlich wird nach Roux der Verlust der Nachbarschaft auf Zellen, welche bereits stärker differenziert sind, stärker wirken, als auf die weniger differenzierten Zellen des Eies. Auch die Schädigung des normalen Cytotropismus der Eier durch verzögerte Laichung ist unverkennbar. Das Fehlen oder die Schwäche des Cytotropismus kann aber auch auf präexistierenden Verschiedenheiten des Cytotropismus der Zelle beruhen und dieser Umstand ist natürlich von grösster Wichtigkeit für die Auffassung von dem eventuellen Anteil des Cytotropismus bei der Entwickelung des Individuums. Denn, so führt Roux weiter aus, wenn allen Zellen des Eies derselbe Cytotropismus zu einander zukommt, dann kann diesem Prinzipe kein besondere Gestalten produzierender Einfluss, also kein erheblicher Anteil an der individuellen Entwickelung zukommen, wenn dagegen der Cytotropismus zwischen den Zellen desselben Eies sehr verschieden ist und wenn diese Verschiedenheiten typische sind, dann kann der ordnende und gestaltende Einfluss des Cytotropismus an der Ontogenese ein sehr bedeutender sein.

Dass die Verschiedenheit der cytotropischen Wirkung vom Zustande der Zellen selber abhängt, dafür spricht die beobachtete plötzliche Verstärkung des Cytotropismus ohne äussere Ursache. Auch zeigt sich darin, dass die Furchungszellen plötzlich stark amöboid werden können und ohne sich zu vereinigen dicht aneinander vorbeibewegen, dass den durchaus lebensfähigen Zellen der Cytotropismus fehlen kann. Dasselbe geht daraus hervor, dass auch zwischen in Teilung begriffenen, einander sehr nahen Zellen der Cytotropismus nicht bloss stattfinden, sondern auch fehlen kann, sodass also zwischen Zellen, die sich auf der Höhe vitaler Leistung befinden, keine Näherungswirkungen stattzufinden brauchen. Auch geht aus den Beobachtungen weiter hervor, dass eine Zelle, die von einer anderen selbst nicht cytotropisch erregt wird, ihrerseits auf diese cytotropisch zu wirken vermag.

Über den Mechanismus des Cytotropismus ist noch nicht Sicheres zu sagen. W. Roux denkt ihn sich vorläufig als chemotaktisch vermittelt, doch muss diese chemotaktische Wirkung insofern von der gewöhnlichen Chemotaxis abweichen, insofern die Zellen statt nach der Richtung stärkster Zunahme der Konzentration des Chemotaktikums schon nach der Richtung geringster Abnahme der Konzentration sich bewegen.

Gestaltende Thätigkeit.

Durch die Assimilation verschaffen sich die Zellen das nötige Baumaterial, um neue Zellen aufzubauen. Es ist dies der Überschuss des Erwerbes über den Verbrauch des Stoffwechsels. Wir bezeichnen diesen Aufbau als Wachstum. Dies Wachstum ist ebenso für die Zelle selbst ein beschränktes wie für den ausgewachsenen Körper, der nur einen Ersatz für die verbrauchte Substanz bedarf. Anders bei der Entwickelung des Körpers und beim Ausbau der Organe. Das Wachstum ist zweifellos geknüpft an chemische Umlagerungen der lebenden Substanz, allein deshalb wäre es doch nicht richtig zu sagen, die chemischen Kräfte reichten zur Unterhaltung des Wachstums aus. Denn alle diese chemischen Prozesse verlaufen in vorbestimmten, eigenartigen festen Bahnen und sind an eine spezifische Struktur geknüpft, sodass wie von unsichtbar Handgelenks-Grösse und Gestalt in typischer Weise heranwächst.

Der Gedanke, dass die organische Gestaltung direkt aus chemischen Prozessen sich erklären lasse, ist prinzipiell unhaltbar und haben sich in neuerer Zeit die tiefer denkenden Forscher von dieser Auffassung, welche sich namentlich auf Häckels Lehre, dass das Protoplasma eine homogene, strukturlose Substanz sei, gründete, losgesagt, indem man zu der Erkenntnis sich durchgerungen hat, dass die Vererbungssubstanz eine spezifische Struktur haben müsse, welche ununterbrochen von Individuum zu Individuum übertragen werde, soll anders eine Kontinuität der organischen Gestaltungen zwischen Ascendenten und Descendenten aufrecht erhalten werden. Alle chemischen Veränderungen eines sich entwickelnden Tieres sind demnach zweifellos nicht die Ursache sondern die Folge der formalen strukturellen Entwickelung (W. Roux).

Wir sehen ein Bauen der Materie aus anscheinend gleichen Stoffen mit fest bestimmten Endziel, das in Gestalt der einzelnen Pflanzen und Tierarten uns entgegentritt. Aus dem Keim einer Eichel wird stets ein Eichbaum, aus dem Ei eines Huhns stets ein Hühnchen, ja wir haben überall eine ans Wunderbare grenzende Sicherheit der gestaltenden Kräfte des Protoplasmas.

Dabei muss man sich, wie W. Roux ausführt, über die praktische, überaus wichtige, aber gewöhnlich nicht berücksichtigte Verschiedenheit der Periode der ersten Anlage und des selbständigen Wachstums und Erhaltens der meisten Organe wie Knochen, Muskeln, Drüsen von einer späteren Periode des funktionellen Lebens klar werden. In der letzteren Periode findet nämlich weiteres Wachstum und dauernde Selbsterhaltung nur unter dem Einfluss der Ausübung der Funktion statt.

Zweifellos treten dabei auch chemische und mechanische Einflüsse als äussere Wachstumsbedingungen auf, und wir werden weiter unten

eingehend die funktionellen organischen Gestaltungen zu besprechen haben, hier mag nur folgendes angeführt werden. Zufuhr von Wärme bildet ein äusseres Mittel zur Förderung des Wachstums, Herabsetzung der Temperatur wirkt hemmend. Das Licht ist, abgesehen von der Kohlensäureassimilation, für das Wachstum gewisser Pflanzenteile unerlässliche Bedingung, ebenso ist die Nahrung, die Einwirkung der Schwerkraft und des mechanische Druck von Wichtigkeit.

Aber auch innere mechanische Einflüsse beim Wachstum dürfen nicht übersehen werden, sie verschaffen sich oft in auffallender Weise Geltung wie die Entwickelungsgeschichte beweist. Aber alle diese äusseren und inneren mechanischen und chemischen Faktoren erscheinen doch nur als sekundäre Vorbedingungen gegenüber den erblich überkommenen spezifischen Impulsen, welche die Richtung der chemischen und mechanischen Energien entscheidend nach Ort, Zeit und Grösse bestimmen, wo sie auch auf das engste und mannigfaltigste verflochten sind. Ein Beispiel, welches ich dem anfangs citierten Werke meines Bruders, J. Reinke entnehme, wird, denke ich, leicht klar machen, um was es sich hier handelt.

Aus der mikroskopischen Eizelle der Erbsenblüte wächst das Samenkorn der Erbse hervor, indem das die Zellen durchtränkende Wasser in die Luft verdunstet, trocknet sie zu einem hartbrüchigen, zu Mehl zerreibbaren Korn zusammen. Diese Reife ist durch innere und äussere mechanische Mittel bewirkt worden.

Bringt man eine reife Erbse in feuchtes Erdreich, so saugt sie sich voll Wasser und beginnt zu wachsen. Trockenheit oder Kälte können das Wachstum hemmen. Sperrt man das Licht ab, so unterbleibt die Ausbildung des Chlorophylls und die Stengel verlängern sich in abnormer Weise. Aber das wesentliche des Wachstums der Erbse liegt weder in diesen mechanischen noch auch anderen chemischen Energien, sondern in der inneren Ordnung und Struktur des chemischen Baumaterials, welche den Aufbau gestaltet und welcher bewirkt, dass aus der Erbse sich stets wieder eine Erbsenpflanze und niemals eine Bohnenpflanze entwickelt. Der Impuls hierzu liegt bereits in der Keimzelle der Erbse. Er würde hülfslos und ergebnislos bleiben ohne chemische und mechanische Mittel, aber jene Energien würden ohne die Direktion des in der Keimzelle liegenden Impulses diese niemals zu einer fertigen Pflanze ausgestalten können. So können, fährt mein Bruder weiter aus, die aufbauenden Vorgänge in der Zelle in ihrer Gesamtheit nicht rein als energetische Prozesse angesehen werden, denn bei jedem verwickelten Vorgang, in welchem verschiedene Energien zusammenwirken, kommt es auf die Richtung der Energien an und dem Wachstum der tierischen und pflanzlichen Organismen fehlt ein wesentliches Merkmal der ener-

getischen (mechanischen und chemischen) Prozesse: diese sind umkehrbar; sind sie in einer Richtung abgelaufen, so kann man sie in der umgekehrten Richtung zurücklaufen lassen. Dies ist unmöglich für das Wachstum der Organismen, ähnlich wie für die Bildung eines Gemäldes, einer Statue oder den Satz einer Melodie. Deshalb muss das Wachstum der Organismen notwendig einen nichtmechanischen Faktor enthalten.

Wir werden weiter unten auf die Entwickelung noch weiter einzugehen haben.

Beim Stoffwechsel der Zelle entstehen mikroskopisch wahrnehmbare Substanzen, die im geformten oder ungeformten Zustand im Innern oder an der Oberfläche der Zellen sichtbar sind und welche entweder Abscheidungen oder Umformungen (Differenzierungen) des Protoplasmas darstellen. Man bezeichnet sie auch als äussere oder innere Protoplasmaprodukte. Es benutzt das Protoplasma als „Bildnerin" das ihm zugeführte Nährmaterial, um, wie ein unsichtbarer Baumeister wunderbare Strukturen herzustellen, die meistens zu besonderen Arbeitszwecken dienen. Max Schultze bezeichnet diese Eigenschaft der Zelle, gewebliche Differenzierungen wie Bindegewebs-, Muskel- und Nervenfibrillen herauszuarbeiten, als formative Thätigkeit der Zelle. Durch diese formative Thätigkeit kommt jene reiche Vielgestaltigkeit der Zellen zu stande, durch welche der tierische und menschliche Körper seine hohe Vollendung erreicht und dieser formativen Zellthätigkeit verdankt unser Körper seine innere, enorm sich steigernde Arbeitsteilung und dadurch bedingte spezifische Leistungsthätigkeit. Diese besonderen Differenzierungen werden weiter unten näher zu erörtern sein. Hier möge nur einiger Protoplasmaprodukte, welche allgemeiner den Zellen zukommen, gedacht werden und welche bei Besprechung des Protoplasmas selbst nur kurz berührt werden konnten.

In Gestalt festerer Ausscheidungen finden wir in den tierischen Eiern die Dotterkügelchen oder Dotterplättchen, welche ein Gemisch von Fetten und Albuminaten vorstellen. Dadurch erhält der Zellleib eine pseudowabige Struktur. Hierher gehören unter anderen auch die Pigmentkörner der Pigmentzellen. Ferner die an ein organisches Substrat gebundenen phosphorsauren und kohlensauren Salze der Knochensubstanz. Ferner finden wir weitverbreitet in den Pflanzen und niederen Tieren Eiweisskrystalloide in den Zellen, welche, nachdem ich sie beim Menschen in den interstitiellen Zellen, des Hodens nachgewiesen habe, vielfach auch an anderen Orten, z. B. in den Zellen der Linse und den Endothelzellen der Hornhaut, in Ganglienzellen Eizellen u. s. w. mancher Säugetiere aufgefunden wurden. Zwar haben einige Autoren gemeint, dass diese Krystalloide aus dem Blute stammten, allein davon

kann schon ihrer Lage nach keine Rede sein. Es stellen wahrscheinlich diese Eiweisskrystalloide Aufspeicherungsformen dar, die später von den Zellen selbst wieder verarbeitet, oder an die Lymphe abgegeben werden, ähnlich wie bei den Pflanzen, wo sie sich in den trockenen Samen oder in den Knollen finden und beim Keimen den jungen Zellen zur Nahrung dienen.

Ein höchst wichtiges inneres Protoplasmaprodukt stellen die sogenannten Trophoblasten der pflanzlichen Zellen dar, denen wahrscheinlich auch viele Pigmentkörnerbildungen der tierischen Zellen zugerechnet werden müssen. Diese Trophoplasten sind hochorganisierte Differenzierungen des Protoplasmas, welchen bei grosser Konstanz eine bedeutende funktionelle Selbständigkeit zukommt.

Bei den pflanzlichen Zellen spielt sich an ihnen der ganze Assimilationsprozess und die Stärkebildung ab.

Diese Trophoblasten sind kleine, meist kugelige oder ovale Körner aus einer den Protoplasmen verwandten Substanz. Sie sind oft in grosser Zahl in der Zelle vorhanden. Eine direkte Neuentstehung von Trophoblasten im Protoplasma ist nicht beobachtet, sie vermehren sich durch zeitweise eintretende Teilung, gerade wie die Zellkerne. Sie treten in verschiedenen Modifikationen auf und verrichten dem entsprechend verschiedene Funktionen. Man unterscheidet Stärkebildner, Chlorophyllkörner und Farbstoffbildner (Amylo- oder Leukoplasten, Chloroplasten und Chromoplasten).

Die Stärkebildner kommen hauptsächlich in den nicht assimilierenden Pflanzen teilen vor, nämlich in den jungen Pflanzenorganen, unterirdischen Teilen, wie Wurzeln und Knollen, endlich in den Stengeln und Blattstielen vor. Von der Fläche gesehen sind es ellipsoide, feinkörnige Scheiben; in der Profilansicht erscheinen sie stäbchenförmig. An der Breitseite der Scheiben ragt ein kleineres oder grösseres Stärkekorn hervor, von einem dünnen Überzug der Substanz der Leukoplasten umschlossen. Anderenfalls zeigt es eine konzentrische Schichtung und zwar legen sich diese Schichten um einen Kern herum, der dem Leukoplasten abgewendet ist; die Schichten, welche dadurch excentrisch gelagert sind, nehmen an Dicke an der der Leukoplastensubstanz zugewandten Seite zu, von der sie gespeist wurden. Diese Stärkebildner sind nicht die Ursprungsstätten der Stärke, da diese durch Synthese nur von den grünen Pflanzenteilen erzeugt wird. Die Stärkebildner beziehen die Stärke in Lösung als Zucker und verwandeln diesen in ein festes und organisiertes Produkt.

Diesen Stärkebildnern stehen sehr nahe die Chlorophyllkörner. Diese können sogar direkt aus den ersteren durch Umbildung in einfacher Weise hervorgehen, indem sich durch das Licht in ihrer Substanz Chlorophyll entwickelt, während noch kleinere Stärkekörner in ihnen nach-

weisbar sind. Diese Leukoplasten können nämlich ergrünen, werden grösser und gehen der Stärkekörner verlustig. Aber auch aus indifferenten, farblosen Trophoplasten können sich Chlorophyllkörner entwickeln. Es vermögen sich die Chlorophyllkörner ferner auch durch Teilung zu vermehren. In diesem Fall nehmen sie an Grösse zu, strecken sich in die Länge, nehmen dann Biskuit- und Hantelform an und schnüren sich schliesslich in zwei Körner ab. Sie bestehen aus einem eiweisshaltigen Stroma, welches mit dem grünen Farbstoff Blattgrün oder Chlorophyll durchtränkt ist. Die Chlorophyllkörner können aktiv ihre Gestalt in auffallender Weise verändern. Während sie im diffusen Tageslicht polygonale Scheiben darstellen, mit der Breitseite dem Lichte zugewandt, ziehen sie sich, dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt, zu kleinen Kugeln oder ellipsoiden Körpern zusammen. Sie besitzen demnach einen hohen Grad von Differenzierung, sind zweifelsohne hoch individualisierte Plasmagebilde.

Eine besondere Art der Trophoblasten, welche auch für den menschlichen Körper direkt interessant sind, stellen die Pigmentkörner dar, welche namentlich die gelben und orangeroten Farbentöne der Blüthen verursachen. Sie setzen sich wie die übrigen Trophoblasten aus einem protoplasmatischen Substrat von sehr unregelmässiger Form (sie sind nämlich spindelförmig oder sichelförmig, auch dreieckig und trapezoidförmig gestaltet) und einem an dieses Substrat gebundenen Farbstoff zusammen. Sie entstehen allmählich aus farblosen Trophoplasten. An ihnen werden auch spontane Bewegungen und Formveränderungen wahrgenommen. Derartige Gebilde aus dem Bauchfell einer Salamanderlarve giebt die Fig. 4 S. 61 wieder, an der man sieht, wie unter allmählicher Aufnahme von Farbstoff kugelige Pigmentkörner aus eigentümlichen Plättchen und Schollen entstehen.

Von diesen inneren Plasmaprodukten sind zu unterscheiden gewisse äussere Plasmaprodukte, wie die Zellmembranen, die Kutikulargebilde und die Intercellularsubstanzen zu rechnen sind. Die Zellmembranen oder Zellhäute sind in sich zusammenhängende Grenzschichten der Zellen, welche deutlich von dem Plasmakörper abgesetzt sind. Ist der Zellkörper auf seiner ganzen Oberfläche von einer solchen Membran umgeben, so bezeichnet man sie nach F. E. Schulze als Pellicula.

Bei pflanzlichen Zellen bilden diese Zellenmembranen einen auffallenden und wichtigen Teil und bestehen aus Cellulose, einem der Stärke verwandten Kohlenhydrat; im Tierreich kommen sie eigentlich nur an Eizellen in der Weise vor, dass sie eine wirkliche abpräparierbare Schicht, also eine Pellicula darstellen. Dagegen, wie wir schon früher gesehen, findet sich auch an den meisten oder gar allen tierischen Zellen eine verdichtete protoplasmatische Grenzschicht, welche allmählich in den weichen Plasma-

körper übergeht und passend als Crusta bezeichnet wird. Liegt die Zellmembran der Zelle an der freien Fläche allseitig an, so heisst sie nach F. S. Schulze Kutikula. Derartige Kutikulargebilde sind Absonderungen, welche eine Zelle an der der Aussenseite zugekehrten Oberfläche, also einseitig hautartig bedeckt. Solche Kutikulae finden wir z. B. an der Oberfläche der den Darmkanal auskleidenden Zellen, sie schützen das Protoplasma gegen die schädlichen Insulte der umgebenden Medien. Sie sind häufig ihrer ganzen Dicke nach von feinen Poren durchsetzt, in welche feine Protoplasmafortsätze hineinragen sollen. Ferner finden sich derartige kutikuläre Bildungen bei den Sinnesepithelien des Auges und des Ohres. Zu diesen äusseren Plasmaprodukten sind schliesslich auch die Intercellularsubstanzen zu rechnen. Es sind dies Zellabscheidungen, die zu einer grossen Masse verschmelzen und so eine kontinuierliche Grundsubstanz bilden, die aus sehr verschiedenen chemischen Stoffen je nach der Art der Zellen besteht (Mucin, Chondrin, Glutin, Ossein, Elastin) und welche bald homogen, bald fibrillär gebaut ist. Die Zellleiber liegen in dieser Grundsubstanz, meist in kleinen Höhlen eingebettet. Man bezeichnet den von der Zelle beherrschten Bezirk nach Virchow als Zellterritorium. In der ersten Richtung sind die Zellen von der Grundsubstanz wenig abgegrenzt, im späteren Alter dagegen emanzipieren sich beide mehr von einander.

Irritabilität oder Reizbarkeit.

Eine sehr wichtige, ganz allgemein verbreitete Eigenschaft der lebenden Substanz ist ihre Reizbarkeit. Man versteht darunter die Eigenschaft der lebenden Organismen auf die verschiedensten äusseren Einwirkungen in bestimmter Weise zu reagieren. Ursprünglich sind die Worte „Reiz“ und „reizen“ dem psychischen Gebiet entlehnt, allein ihre Übertragung auf die Sinnesphysiologie ist längst eingebürgert. Alles, was unsere Sinne erregt, ist ein Reiz. Kitzelnde oder Schmerz verursachende Berührungen unserer Haut sind Reize. Für unser Auge wirkt das Licht als Reiz, für unser Ohr die Luftwelle, für unsere Nase chemisch flüchtige Stoffe, für unsere Zunge in Wasser mischbare chemische Substanzen. Auf jeden Körperteil wirken Temperaturunterschiede als Reize. Wenn ein Mensch in aufrechter Stellung sich zu weit nach der Seite neigt, so empfindet er die Schwerkraft als Reiz.

Das Gebiet der Reizerscheinungen ist ein sehr umfangreiches, namentlich wenn man auch die Pflanzenwelt mit heranzieht, weil jede äussere Einwirkung auf den Organismus zum Reiz werden kann. Aber es braucht ein Reiz keineswegs bloss ein äusserer zu sein. Es giebt auch innere Reizwirkungen. Es braucht nur eine Zelle auf die Nachbar-

zelle zu drücken oder in ihr nur ein Stoff zu entstehen, der die Vorgänge in der Nachbarzelle beeinflusst, ja es kann auch innerhalb ein- und derselben Zelle zu Reizungen eines Teiles durch den anderen kommen. In diesem Fall, wo der Reiz im Innern der Zelle vor sich geht, spricht man auch von automatischen Reizen. Als Reizwirkung bezeichnet man die Art und Weise, wie die Organismen auf ein und denselben Reiz reagieren. Dieselbe hat mit der Art des Reizes an sich nichts zu thun, sie kann z. B. bei einzelnen Organismen bei genau gleichem Reiz ungleich ausfallen. Vielmehr hängt die Wirkung lediglich von der spezifischen Struktur der Zellen und Organismen ab. Umgekehrt können sehr verschiedene Reize bei ein und derselben Zelle stets die gleiche Reizwirkung hervorrufen. Die Reizwirkung erhält nämlich ihr spezifisches Gepräge durch die besondere Struktur der reizbaren Substanz, und obschon die Reizbarkeit eine Grundeigenschaft des lebenden Protoplasmas ist, äussert sie sich je nach der spezifischen Struktur in spezifischer Weise. In vielen Fällen können wir die Reizbarkeit des Protoplasmas nur an Bewegungen und auffälligen Veränderungen der Form der Zelle erkennen, fehlen diese, so entgehen die Reizwirkungen unserer Erkenntnis. Daher kommt es wohl, dass viele Naturforscher die „Reize“ als etwas Geheimnisvolles und Mystisches möglichst aus ihren Betrachtungen zu eliminieren suchen, zumal bei vielen die Reizbarkeit immer noch als eine nur den Organismen zukommende Eigentümlichkeit angesehen wird, wodurch sich die belebte von der nnbelebten Natur scheiden soll. Wie W. Roux sehr richtig hervorhebt, liegt im Prinzip des Reizes an sich nichts Geheimnisvolles, das Wunderbare liegt nur in der Art der Reaktion des Organischen auf den „Reiz“, welcher nichts anderes ist als eine „äussere Einwirkung“, sofern derselbe eine Zufuhr oder Entziehung lebendiger Kraft enthält, durch den allerdings eine Auslösung komplizierter Mechanismen erfolgt. Wir werden weiter unten sehen, dass die Reizbarkeit keinen fundamentalen Unterschied zwischen dem Lebendigen und dem Unbelebten ausmacht, dass diese vielmehr auf ganz anderen Gebieten zu suchen sind.

Die Reizwirkung kann sich augenblicklich oder langsam, ja erst nach Ablauf einer beträchtlichen Zeit vollziehen und sie ist keineswegs an den Ort gebunden, wo der Reiz ansetzt; ein Reiz, der einen kleinen Punkt an der Oberfläche der Zelle trifft, ruft nicht nur an diesem, sondern auch an weit abgelegenen Punkten eine Reizwirkung hervor, man bezeichnet dies als Reizfortpflanzung oder Reizleitung. Diese Reizleitung ist im tierischen Körper rascher, namentlich wenn sie in den besonderen Leitungsbahnen der Nerven fortgeleitet werden, wo sie 34 m pro Sekunde beträgt.

Eine sehr auffallende, geradezu charakteristische Erscheinung der

Reizwirkung ist, wie O. Hertwig in seinem grossen Werk, „die Zelle und die Gewebe“ auseinandersetzt, das Fehlen jeder Proportionalität zwischen der Grösse des Reizes und der Grösse der Reizwirkung. Die vom Reiz hervorgebrachte Wirkung kann eine viel grössere sein, als dem mechanischen Werte der reizenden Kraft entspricht und auf keinen Fall braucht eine der reizenden Kraft äquivalente Arbeit geleistet zu werden. Der Grad der Wirkung kann hier nicht voraus bestimmt werden und es gilt hier nicht das für abgeschlossene mechanische Vorgänge gültige Gesetz „Wirkung und Gegenwirkung sind einander gleich“, vielmehr kann eine kleine Vermehrung des Reizes eine sehr grosse Wirkung verursachen, oder auch umgekehrt die vorige Wirkung ganz aufheben, ja eine entgegengesetzte herbeiführen. Hier ist eben, nach O. Hertwig, zu berücksichtigen, dass der Reiz auf ein sehr kompliziertes System von Teilen, nämlich die organische Substanz einwirkt, bei der sie Reihen von Veränderungen hervorruft, die sich in einer uns nicht unmittelbar wahrnehmbaren Weise abspielen, um schliesslich in einer Erscheinung, die wir als die Reizwirkung bezeichnen, erkennbar zu werden. Die Ursache geht also, so führt O. Hertwig weiter aus, hier nicht unmittelbar, wie es bei den einfachsten und daher am leichtesten fasslichen Verhältnissen der mechanischen Kausalität, z. B. bei dem Aufeinanderstossen zweier Kugeln, der Fall ist, in das über, was wir als Reizwirkung bezeichnen, sondern erst durch eine Kette von Ursachen und Wirkungen, die sich als Bindeglieder dazwischen schieben; sie sind es, welche der Reizwirkung ihren besonderen Charakter aufprägen. Die erste Ursache wird in der organischen Substanz noch vielfach umgesetzt, ehe sie als Reizwirkung in irgend einer Form für uns zum Vorschein kommt. Diese auffallende Disproportionalität ist offenbar gleichfalls die Veranlassung, dass die Reizbarkeit stets als etwas höchst Geheimnisvolles imponiert hat. O. Hertwig vergleicht in anschaulicher Weise die reizbare Substanz mit einem zusammengesetzten Maschinenwerk. „Ein Mühlrad“, so führt O. Hertwig aus, „wird durch das auf seine Schaufel fallende Wasser bewegt, und aus dem Mahlgang einer Mühle fällt fein zerriebenes Mehl heraus. So oft das Wasser abgestellt wird, hört das Mehl zu fliessen auf, kehrt aber wieder, wenn das Wasser auf das Rad fällt. Wir haben hier also offenbar zwei Veränderungen, welche in einem ursächlichen Zusammenhang miteinander stehen. Auch hier sind Ursache und Wirkung, das auf das Mühlrad fallende Wasser und das aus dem Mahlgang austretende fein zerriebene Mehl, einander heterogen, in ähnlicher Weise wie Reiz und Reizwirkung. Es schiebt sich hier eine ganze Kette von Ursachen und Wirkungen dazwischen, die sich für den Aussenstehenden unverständlich im Innern des ihm unzugänglichen Mühlwerkes vollziehen: die Übertragung der Bewegung des Wasserrades vermittelst seiner Achse auf ein System anderer

Räder, welche ihre Bewegung dann wieder in die Bewegung der Mahlsteine umsetzen, der Müllergeselle, welcher immer neues Korn in den Mahlgang einschüttet."

Worin besteht nun das Wesen der Reizbarkeit? Gehört die Reizbarkeit zu denjenigen Eigenschaften der Organismen, durch welche sie sich von allem Leblosen unterscheiden oder ist Reizbarkeit auch im Bereich des unbelebten Stoffes zu finden. Die Antwort hierauf hat mein Bruder, J. Reinke in seinem Buch „die Welt als That" in klarer Weise gegeben.

Man kann mit Vorteil das Verhältnis zwischen Reiz und Reizwirkung als Auslösungsvorgang auffassen, ohne im einzelnen durch diese Analogien die komplizierten Reizerscheinungen der lebenden Substanz direkt mechanisch erklären zu wollen. Das Wort Auslösung ist der Maschinenkunde entlehnt.

„Wenn wir," so führt mein Bruder aus, „ein aufgezogenes Uhrwerk in Gang setzen wollen, so drücken wir auf einen Knopf oder ziehen an einer Schnur oder stossen an ein Pendel. Dadurch wird ein Sperrhaken ausgehoben und infolge der Beseitigung dieses Widerstandes setzt sich das Uhrwerk in Bewegung. Ich kann diese Bewegung hemmen, so oft es mir beliebt, indem ich den Sperrhaken wieder eingreifen lasse; ich kann das Uhrwerk von neuem in Gang setzen, wenn ich den Sperrhaken wieder auslöse. Der leichte einmalige Druck meines Fingers veranlasst dabei vielleicht eine Bewegung, die eine Woche anhält. Es kann aber auch eine ungeheure Energiemenge durch einen höchst geringfügigen Kraftaufwand ausgelöst werden. Das geschieht z. B., wenn ein Panzerschiff oder ein Eisenbahnzug auf den Fingerdruck des Maschinisten sich in Bewegung setzt und ein ebenso leichter Fingerdruck genügt, die Bewegung der Maschine zu beschleunigen, zu verlangsamen und wieder zu hemmen. Beim Abfeuern des Gewehrs löst der Fingerdruck zunächst den Mechanismus aus, der die Patrone entzündet, der Entzündungsfunke löst seinerseits die gewaltige Kraft aus, die chemisch gebunden im Schiesspulver schlummert. So giebt es chemische Auslösungen neben mechanischen und beiden ist gemeinsam, dass kein festes Verhältnis zu bestehen braucht zwischen der Grösse der auslösenden Kraft und der ausgelösten Wirkung."

Dieser mechanischen und chemischen Auslösung entspricht die Reizbarkeit der lebenden Substanz, welche offenbar der Auslösung und Hemmung von Bewegung in den mechanischen Apparaten analog verläuft. Auch hier giebt es Auslösungsreize und Hemmungsreize. Doch sind die Hemmungswirkungen von Reizen schwieriger nachzuweisen als die Auslösungswirkungen und deshalb weniger untersucht; Auslösung und Hemmung sind an sich mechanische Vorgänge, auch wenn sie in tierischen

oder pflanzlichen Zellen sich abspielen. Ihr Verlauf hängt in jeder Maschine von deren besonderen Struktur, bei jeder chemischen Verbindung von deren Zusammensetzung ab. Bei den Organismen hängt die Reizwirkung von der Konfiguration des Organismus ab.

„Die für das Zustandekommen und die Möglichkeit von Auslösungsvorgängen erforderliche Struktur besitzt aber wiederum einen einheitlichen Grundzug, durch den sie sich kennzeichnen lässt, sie ist labil. Unter labilem Gleichgewicht verstehen wir einen Zustand mechanischer oder chemischer Spannung, in welchem die Teile so gelagert sind, dass ein geringer Anstoss von aussen genügt, sie in Bewegung zu setzen oder eine chemische Reaktion auszulösen. Der Zustand des labilen Gleichgewichts repräsentiert stets einen Vorrat von potentieller Energie, welche disponiert ist, auf einen geeigneten Anstoss hin in kinetische Energie, d. h. in Bewegung sich umzusetzen. Das Gleichgewicht wird stabil, sobald jener Vorrat an potentieller Energie verausgabt ist. Den Anstoss aber, welcher die Spannung des Systems in Bewegung umsetzt, nennen wir Auslösung.“

„Jedes geladene Gewehr, jedes aufgezogene Uhrwerk, jeder telegraphische Apparat befindet sich also in Spannung, im labilen Gleichgewicht und diese Spannung wird zur Bewegung ausgelöst, sobald man das Gewehr abdrückt oder telegraphiert. Ein ganz analoger Zustand ist die Reizbarkeit der Tiere und der Pflanzen. Auch die Zelle repräsentiert ein materielles System in Spannung und besitzt ein labiles Gleichgewicht, das den Reiz in Bewegung umsetzt und dadurch dem stabilen Zustand nähert. Letzterer braucht nicht ganz erreicht zu werden, da das Leben unausgesetzt Erneuerung der ausgelösten Spannungen hervorbringt, wie auch der Apparat des Telegraphisten nie bis zur vollständigen Erschlaffung der Elektrizitätsquelle gehandhabt wird.“

„Wenn wir zugeben können, dass jede Reizung bei Pflanzen und Tieren ein Auslösungs- oder Hemmungsvorgang ist, in Kürze also sagen dürfen, Reiz ist gleich Auslösung, so entsteht die Frage, ob dieser Satz auch umgekehrt werden darf, sodass er lautet: Auslösung ist gleich Reiz. Es würde daraus die Reizbarkeit jedes unbelebten aber labilen körperlichen Systems folgen, jeder Maschine, jeder Taschenuhr, jedes Sprengstoffes, auch der Lawine, die von des Glöckleins Klang fällt.“

„Ich glaube,“ so sagt mein Bruder, „gegen diese Auffassung ergeben sich höchstens sprachliche aber keine sachliche Bedenken. Warum sollte es nicht als eine Reizung durch Druck gelten, wenn der Befehlshaber eines Panzerschiffes durch seinen Zeigefinger den Koloss in Bewegung setzt? Spricht es nicht für Reizbarkeit durch Wärme, wenn eine Uhr mit mangelhaft komprimiertem Pendel im Winter verliert, im Sommer gewinnt? Ist es nicht ein Lichtreiz, wenn die in einer dunklen Flasche

friedlich vereinten Gase, Wasserstoff und Chlor sich im Sonnenlicht zu Salzsäure verbinden? Ist es nicht ein chemischer Reiz, wenn wir mit einem Streichholz die Kohle entzünden, welche eine Lokomotive treibt? Oder wenn wir ein Pfund Salz in Wasser gelöst haben und das Salz nicht auskrystallisiert bis wir einen winzigen festen Krystallsplitter des gleichen Salzes in die Mutterlauge werfen, dann aber die Krystallisation eintreten sehen — ist das nicht gleichfalls ein chemischer Reiz?“

Es wäre danach durch die Reizbarkeit kein fundamentaler Unterschied des Lebendigen und des Unbelebten bedingt. „Reiz ist eine besondere Art der Auslösung und Auslösungsvorgänge können an einem labilen mechanischen System auftreten, mag dasselbe der belebten oder der unbelebten Natur angehören. Die wesentlichen Unterschiede des Lebendigen und des Leblosen liegen auf anderen Gebieten.“ Begrifflich fallen Reiz und Auslösung zusammen. Sprachlich dagegen wird das Wort Reizbarkeit besser auf die Organismen beschränkt.

Es liegt ausserhalb des Rahmens dieser Darstellung die einzelnen Reize und die verschiedenen Reizwirkungen zu besprechen. Doch ist darauf hinzuweisen, dass sowohl mechanische, thermische, elektrische und chemische Reize wirksam sind. Die Folge der Einwirkung des Lichtes auf die Zellen bezeichnen wir als Heliotropismus, die der Schwerkraft als Geotropismus, die der chemischen Stoffe als Chemotropismus. Alle diese Tropismen können positiv oder negativ, anziehend oder abstossend sein. Hier mögen nur noch einige besonders merkwürdige Erscheinungen hervorgehoben werden.

Bei Pflanzen ist vielfach nachgewiesen worden, dass ein ganz minimaler aber anhaltender Druck eines festen Körpers reizauslösend wirkt, während ein beträchtlicher Druck fallender Regentropfen keinerlei Wirkung ausübe. So findet man bei einer insektenfressenden Pflanze, dem Sonnentau, Drosera rotundifolia, deren Blätter im ungereizten Zustand flach ausgebreitet sind und deren Tentakelköpfchen, welche von einem Tröpfchen glashellen, klebrigen Schleimes umhüllt sind, gerade stehen, dass wenn auch ein noch so leichter fester Körper, z. B. eine Baumwollfaser auf dasselbe fällt, dieser Druck, der weniger als ein Milligramm betragen kann, als Reiz wirkt. Die Bewegung gelangt erst in der Basis des Tentakelstiels zur Auslösung, indem dieser sich zur Mitte des Blattstiels krümmt. Dagegen wirken Regentropfen nicht reizend, mag der Druck des fallenden Wassertropfens auch viel bedeutender sein als der des Baumwollfadens. Ganz ähnlich verhalten sich die Ranken der Erbsen. Werden sie permanent von einem Stabe nur leicht berührt, so krümmen sie sich gegen ihn hin und winden sich um ihn. Hierbei sind die Ranken gegen den minimalsten Berührungsdruck

äusserst empfindlich, aber fallende Regentropfen bleiben auch hier ganz wirkungslos.

An Nerven und Muskeln hat man gefunden, dass der elektrische Strom nur an dem einen oder an dem anderen Pol reizend wirkt und zwar bei Schliessung am negativen und bei Öffnung am positiven Pol. In der ganzen Strecke zwischen den beiden Polen wirkt er nur erregbarkeitsverändernd, nicht aber erregend. Doch gilt diese polare Wirkungsweise der Erregung keineswegs für alle lebenden Gebilde.

Unsere besondere Beachtung verdienen die chemischen Reize, welche besonders auffallend an den freibeweglichen Zellen zur Erscheinung kommen. So wirkt es auf solche Bakterien, welche durch Geisselbewegung frei umher schwimmen können, als Reiz, wenn in einer Flüssigkeit Nährstoffe in verschiedener Konzentration gelöst sind. Diese Bakterien bewegen sich geradlinig von den Orten geringeren nach den Orten höheren Nährstoffgehaltes. Füllt man ein feines Kapillarröhrchen mit einer Lösung von Fleischextrakt und bringt das eine Ende in einen mit zahlreichen Bakterien durchsetzten Wassertropfen, so ist bald das ganze Rohr mit Bakterien erfüllt. Dies kommt daher, dass durch Mischung des dem Haarröhrchen entquellenden Fleischextrakts mit dem Wasser um die Mündung des Rohres Zonen verschiedener Konzentration entstehen. Sobald nun die Bakterien in die äusserste verdünnte Zone hineingeraten, zwingt sie ihre spezifische Reizbarkeit dem Maximum der Konzentration im Innern des Rohres entgegen zu schwimmen.

Das gleiche gilt vom Sauerstoff. Engelmann hat gezeigt, dass solche Bakterien sich von dem von einer grünen Alge gebildeten Sauerstoff angezogen, um diese herum ansammeln. Ferner hat Pfeffer entdeckt, dass die in den weiblichen Geschlechtsorganen der Farne gebildete Apfelsäure für die Samenfäden dieser Pflanzen anlockend wirkt und zwar ist schon eine 0,001%ige Lösung der Apfelsäure in dem Kapillarrohr wirksam. Da nun Konzentrationsdifferenzen der Diffusionszonen in Wassertropfen nötig sind, damit eine Reizwirkung erzielt wird, so kann man sich kaum eine Vorstellung von der enormen chemischen Empfindlichkeit der Samenfäden machen. Diese als Chemotropismus bezeichnete Eigenschaft spielt in sofern eine grosse Rolle als durch denselben die Spermatozoen der im Meer frei lebenden Tierarten zu der Eizelle der gleichen Art geführt werden. Aber auch für den Körper der Wirbeltiere und seine Entwickelung ist der Chemotropismus von grundlegender Bedeutung. Auf seinen Zusammenhang mit dem Cytotropismus haben wir bei Besprechung dieser Erscheinung hingewiesen. Auch die Wanderung der Leukocyten werden durch den Chemotropismus geregelt. Den Beweis hierfür haf man dadurch erbracht, dass man eine entzündungserregende Flüssigkeit, z. B. eine sterilisierte Kultur von Staphylococcus pyogenes

albus in einem Röhrchen in den Körper eines Kaninchens einführte und nun fand, dass die weissen Blutkörperchen (Leukocyten) aus den angrenzenden Kapillargebieten nach dem Röhrchen zu wandern, sodass dieses sich nach einigen Stunden mit eingewanderten Leukocyten anfüllt. Daher ist man berechtigt, anzunehmen, dass auch bei entzündlichen Prozessen, bei welchen eine lokale Anhäufung von Leukocyten sich findet, der Chemotropismus die Ursache dieser Ansammlung sei, so z. B. wenn massenhafte Leukocyten bei stattgefundener Gewebezerstörung bestrebt sind die Zelltrümmer fortzuschaffen. Dies hat für viele pathologische Vorgänge eine grosse Bedeutung.

Es sei noch darauf hingewiesen, dass ein Organismus auf einen Reiz oft keineswegs bloss durch eine einfache Reaktion antwortet, sondern es muss betont werden, dass es lange Reaktionsketten giebt, die durch einen einzigen Reiz ausgelöst werden und welche durch verschiedene Entwickelungsphasen eines Organismus fortwirken. So wird in der Befruchtung ein Wachstumsreiz gegeben. Durch ihn wird das somit nicht entwickelungsfähige Ei veranlasst zu wachsen, zum Keimling zu werden und sich in Gestalt und Grösse so lange zu verändern bis ein neues Tier oder eine neue Pflanze daraus wurde, die jetzt demjenigen Organismus gleicht, der das Ei oder den Samenfaden bildete.

Da wir in diesem Buch keineswegs eine erschöpfende Darstellung der Reizmittel und Reizwirkungen zu geben beabsichtigen, sondern nur eine allgemeine Orientierung anstreben, so kann auf die interessanten Thatsachen der erregbarkeitssteigernden und -herabsetzenden Wirkungen hier nicht näher eingegangen werden. Es genügt zu bemerken, dass jeder Reiz erst von einem gewissen Minimum an (Reizschwelle) wirksam wird und dass mit der Steigerung des Reizes auch die Reizwirkung aber nur bis zu einem gewissen Maximum steigt, über das hinaus eine Erhöhung des Reizes wirkungslos bleibt. Ferner ist bemerkenswert, dass bei vielen Elementarorganen, z. B. den Muskeln, die Reizwirkungen sich summieren können. Wird ein belasteter Muskel von einem maximalen Reiz getroffen, so kontrahiert er sich. Wird er vor Ablauf dieser Kontraktion von neuem gereizt, so zieht er sich stärker wie vorher zusammen. Bei genügend schneller Folge der Reize erhält man viel stärkere Kontraktionen als durch Einzelreize. Auch kommt es vor, dass die Einwirkung eines Reizmittels die Reizbarkeit für ein anderes Reizmittel erhöht, ein Umstand, der unter Umständen praktisch von Wichtigkeit sein kann.

Für unseren morphologischen Standpunkt kommt noch die wichtige Frage in Betracht, ob Reize, welche sich während des Lebens häufig wiederholen, imstande sein werden dauernde Veränderungen hervorzubringen und auf diese Weise allmählich bestimmte Qualitäten in den

Zellen züchten können. Wie Roux ausführt, kann die Wirkungsweise solcher „äusseren Einwirkungen“ eine sehr verschiedene sein. Ist durch Zufall eine der verschiedenen Zellsubstanzen so beschaffen, dass sie bei der durch die Einwirkungen des Reizes veranlassten Umsetzung weniger rasch sich verbraucht als die andere, so wird sie leicht die Alleinherrschaft in der Zelle bekommen. Ferner wird nach W. Roux diejenige Substanz die Oberhand gewinnen, welche durch den Reiz in ihrer Affinität zur Nahrung und in ihrer Fähigkeit sie zu assimilieren erhöht wird, weil sie einen wesentlichen Vorzug in ihrer Vermehrung vor den anderen hat.

Noch grösser würde der Vorzug einer Subtanz von typisch-molekularer Struktur sein, welche nicht bloss durch den Reiz in ihrer Regeneration gekräftigt, sondern bis zur Überkompensation des Verbrauchten gestärkt würde, sodass bei ihr die allen Zellen zukommende Eigenschaft des Wachstums in Abhängigkeit von der Reizwirkung gebracht wäre, und durch die Reize in der Assimilationsfähigkeit erhöht, der Reiz für sie eine die Ernährung hebende Wirkung hätte. Bakterien und Infusorien lassen sich einfach durch Steigerung der Nahrungszufuhr fast ins Unglaubliche vermehren. Das Licht regt die Bildung des Chlorophylls an, was aus der bekannten Thatsache hervorgeht, dass im Dunkeln keimende Pflanzensamen sich zu farblosen Pflanzen entwickeln und erst dann ergrünen, wenn man sie belichtet. Nun bestehen aber die Chlorophyllkörner aus lebender Substanz, sodass die Annahme berechtigt erscheint, dass hier der Lichtreiz die Bildung lebendiger Substanz auslöst. Derartige Reizwirkungen, wie sie für die Pflanze durch das Licht und auch die Wärme bekannt sind, kommen thatsächlich ebenfalls vielfach bei Tieren vor. So hat man beobachtet, dass tierische Eier sich am schnellsten im violetten Licht entwickeln, während rot und grün weniger günstig, ja unter Umständen schädlich wirken können, Dunkelheit aber die Entwickelung hemmt. Auch ist nachgewiesen worden, dass auf den Stoffwechsel der Tiere und Menschen das Licht einen stark anregenden Einfluss hat. Durch Entziehung oder Zuführung von Wärme vermögen wir die Entwickelung der tierischen Eier beliebig zu verlangsamen oder zu beschleunigen. Durch Erschütterungen z. B. durch den Transport auf Wagen wird die Entwickelungsfähigkeit der Hühnereier gestört und die Metamorphose der Amphibien kann durch mechanische Erschütterungen verzögert werden. Diejenigen Variationen der Zellsubstanz, deren Lebenskraft durch die besonderen Reize erhöht wird, werden naturgemäss schliesslich die Alleinherrschaft erlangen. Wirken solche Reize dauernd, so bleiben nur diejenigen typischen molekularen Strukturen übrig, welche im höchsten Masse zur Aufnahme des Reizes befähigt sind. Andererseits werden solche Substanzen oder ganze Zellen schliesslich

sich der Reizwirkung so angepasst haben, dass sie ohne Reiz sich überhaupt nicht mehr am Leben zu erhalten vermögen, da ihnen diese Reize zu unentbehrlichen Lebensreizen geworden sind, sie werden also beim Aufhören des Reizes der Inaktivitätsatrophie verfallen. Wirken aber Reize kräftigend auf typisch molekulare Strukturen der Zelle (die ja das wirklich Beständige des Organischen darstellen, da ihnen allein das Vermögen zukommt, ihre Substanz durch Assimilation stets neu zu erzeugen, wodurch ihre Leistung bedingt wird, gerade so wie die Struktur einer Maschine die Art ihrer Leistung bedingt), so ist es nach Roux wahrscheinlich, dass verschiedene Reize auch verschiedene lebensthätige Qualitäten kräftigen, wodurch immer speziellere Differenzierungen entstehen können, weil nur diejenigen Strukturen durch einen Reiz am meisten gekräftigt werden können, welche bloss an ihn allein, nicht zugleich an andere Reize angepasst sind.

Wir wissen, dass die funktionellen Reize, welche infolge der Thätigkeit des Organismus stattfinden, auf einen grossen Teil der Gewebe direkt trophisch wirken, so auf Nerven, Muskeln, gewisse Drüsenzellen. Ferner ist der funktionelle Reiz des Druckes und Zuges für die Binde- und Stützsubstanzen, für Knochen, Knorpel, Bindegewebe massgebend. Schneidet man einen motorischen Nerven durch, so atrophiert mit absoluter Sicherheit der zugehörige Muskel zu einem bindegewebigen Strang, sodass vom Nervensystem ein beständiger erhaltender Einfluss ausgeht. Dass der funktionelle Reiz zur Erhaltung der Muskelzellen unerlässlich nötig ist, geht auch schon daraus hervor, dass eine vollkommene Unthätigkeit der Muskeln, wie sie z. B. bei chronischer Gelenkentzündung vorkommt, eine Atrophie derselben veranlasst. Ebensolche Wirkung auf die Drüsenzellen ist vielfach nach der Durchschneidung der Drüsennerven beobachtet worden. Das Wesentliche hierbei ist ein von den Ganglienzellen ausgehender Reiz, der durch die Durchschneidung des Nerven aufgehoben wird.

Bei den Bindesubstanzen ist der funktionelle Reiz, wie wir weiter unten sehen werden, ein rein mechanischer, nicht durch Nervenvermittelung übertragener. Die Zellen gewisser Drüsen, wie Niere und Leber, werden durch chemische im Blut befindliche Reize erregt und brauchen daher ebenfalls keinen besonders trophisch wirkenden, funktionellen Nervenreiz.

Daraus folgt, dass die Zellen durch die Reizwirkung abhängig von dem Reiz werden, dem sie sich angepasst haben, aber dabei ist zu bemerken, dass bei keiner Zellenart diese Anpassung an den Reiz so vollkommen ist, dass die Zellenart von demjenigen Reiz, welcher sie allein physiologisch zur Funktion erregt, allein am Leben erhalten wird, vielmehr werden die Zellen von den verschiedensten Formen der lebendigen Kraft erregt, wenn auch nur in sehr ungleichem Grade.

Im allgemeinen darf man sagen, dass die Organe der höheren Organismen während ihrer Entwickelung zwei Perioden durchmachen, nämlich erstens eine Periode, in der sich die Zellen ohne Reiz von selbst differenzieren und eine zweite, wo das Wachstum und die Entwickelung direkt oder indirekt von funktionellen Reizen abhängig ist, eine Periode, welche Roux als die „Periode des funktionellen Reizlebens“ bezeichnet. Wir werden später sehen, wie nicht bloss die äussere Gestalt sondern auch die inneren Strukturen der Organe durch den Reiz nicht nur beeinflusst sondern auch aufs zweckmässigste gebildet werden.

Befruchtung.

Wir haben die selbstthätige Teilung der Zellen als die einzige Art ihrer Neubildung kennen gelernt. Im Gegensatz zu den nichtlebendigen, sind allein die lebenden Individuen imstande, ihre Art dadurch zu erhalten, dass sie ihresgleichen erzeugen und zwar stets direkt unmittelbar aus sich selbst. Die Kontinuität des Lebens beruht auf dieser Eigenschaft der Individuen, sich durch neue Keime fortzupflanzen. Diese Fortpflanzung der Organismen vollzieht sich aber nicht bloss auf dem einfachen Wege der Teilung oder Sprossung, obschon dies der weitaus häufigste ist, sondern ist vielfach mit der Befruchtung verknüpft. Die Vermehrung ohne Befruchtung findet sich bei den Spaltpilzen und vielfach bei den Protozoen (mit Ausnahme einiger Infusorien), welche den Wert einzelner Zellen repräsentieren, sowie bei allen einzelnen Zellen, welche die Gewebe der höheren Pflanzen und Tiere zusammensetzen.

Der komplizierte Vorgang der Befruchtung ist auf Grund der dabei stattfindenden von Oskar Hertwig entdeckten Kernverschmelzung als reines Zellphänomen aufzufassen. Zur Befruchtung gehören stets zwei Zellen, welche zu einer einzigen befruchteten Zelle verschmelzen. Die beiden miteinander sich vereinigenden Zellen werden als Geschlechtszellen bezeichnet. Die befruchtete Zelle hat in sich die Kraft, durch fortgesetzte Teilung sich zu vermehren, bis aus ihr ein fertiges Individuum entstanden ist, welches genau den beiden Individuen gleicht, von dem die beiden Geschlechtszellen herstammen. Die eine dieser Geschlechtszellen ist die „männliche Geschlechtszelle“, welche wir nach Waldeyer, dessen Darstellung ich hier zu Grunde lege, als „Spermie“ bezeichnen, die andere ist die „weibliche Geschlechtszelle“, die „Eizelle“ (Ovum). Bei den einzelligen Protozoen ist der Befruchtungsvorgang ein scheinbar sehr einfacher, indem er nur in der Verschmelzung zweier Individuen derselben Art besteht, einen Vorgang, den man als Konjugation bezeichnet und der einem Befruchtungsakt gleich zu

setzen ist, denn nach der Konjugation erfolgt die Teilung der konjugierten Zellen in eine Reihe kleiner Zellen gleicher Art, welche bald wieder die Grösse des mütterlichen Organismus durch Wachstum erlangen.

Besonderes Interesse erregt der Befruchtungsakt bei den Infusorien. Bei der gegenseitigen Annäherung der Individuen teilt sich der Kern in eine Anzahl Segmente (Chromosomen). Darauf legen sich die beiden Organismen aneinander und tauschen einen Teil Chromosomen vermittelst einer zwischen ihnen entstandenen Protoplasmabrücke aus, während ein anderer Teil ihrer Keime untergeht. Nach diesem Akt trennen sie sich von einander, um sich dann wiederholt zu teilen, bis schliesslich nach einer Reihe von Teilungen zwei Individuen sich wieder befruchten. Die Hauptvermehrung geschieht also durch einfache Teilung und nur von Zeit zu Zeit schiebt sich eine Befruchtungsteilung dazwischen. Die beiden oben genannten Arten von Geschlechtszellen sind ihrer Gestalt nach bemerkenswert verschieden. Die männlichen Geschlechtszellen, die Spermien, werden nur von männlichen, die Eier nur von weiblichen Individuen produziert, doch bildet sich das Wesentliche dieser Verschiedenheit erst später aus; bei ihrer ersten Bildung dagegen sind Spermien und Eizellen bei allen Organismen scheinbar vollständig gleich. Bei den Tieren finden wir folgende Stufenarten der Geschlechtsdifferenzierung. Zunächst finden sich hermaphroditische Tiere, welche beiderlei Geschlechtszellen erzeugen, entweder so, dass dasselbe Organ zeitweise männliche und zeitweise weibliche Geschlechtszellen erzeugt (Auster), oder dass zwei verschiedene Organe für männliche und weibliche Geschlechtszellen in ein und demselben Tiere vorhanden sind (Bandwurm). Bei den höheren Tieren sind die Geschlechter vollständig getrennt und kommen hermaphroditische Formen nur als Missbildungen vor. Diese Trennung der Geschlechtsorgane übt einen differenzierenden Einfluss auf die Individuen aus, sodass bei Menschen der Körper des Mannes erheblich abweicht vom Körper der Frau.

Die männlichen Geschlechtszellen, die Spermien, kann man ihrer äusseren Form nach in zwei Arten einteilen. Die einen behalten nämlich die urspüngliche Zellform, während die andere Art sich auch äusserlich zu einer komplizierten Form differenziert, die namentlich durch einen besonderen Bewegungsapparat sich auszeichnet. Manche Formen sind einfacher, manche komplizierter gebaut. Bei den Amphibien kommen diese namentlich vor. An ihnen findet sich am vorderen Ende ein förmlicher kleiner Spiess mit Widerhaken oder ein messerartiges Gebilde, welches zum Durchbohren oder Durchschneiden der Eihülle bestimmt ist, also als Perforationsapparat anzusehen ist. Dieser sitzt am „Kopf“, dem stärsten und wichtigsten Teil der Spermie, welcher bei der Befruchtung die Hauptrolle spielt. An ihm ist das Mittelstück mit den

Endknöpfchen befestigt, an denen der lange „Achsenfaden“ hängt, der mit dem Endfaden aufhört. Hinter dem Endknopf windet sich an dem Achsenfaden eine enge Spirale. Ferner zeigt sich eine mehrfach gewundene Membran, die wie eine Flosse bis zum Anfang des Endfadens reicht und deren eine seinen „Randfaden“, der andere den „Nebenfaden“ kreuzt. „Achsenfaden“ wie „Randfaden“ bestehen aus mehreren feinen Fibrillen. Der Achsenfaden mit der Membran dient der mechanischen Fortbewegung der Spermie, in welcher Weise, das können wir noch im Speziellen nicht sagen.

Die Entwickelung der Spermie ist für das Verständnis der Befruchtung von allergrösster Bedeutung, sie geschieht so, dass der Kopf der Spermie hauptsächlich aus dem Chromatin des Kerns entsteht, der Geisselfaden mit dem Mittelstück, mit den Endknöpfchen, aus den Centralkörperchen und der Sphäre. So entwickelt sich also der Bewegungsapparat der Spermie aus demjenigen Teil der Zelle, den wir bei der Zellteilung als mechanisch besonders wirksamen Apparat kennen gelernt haben. Dies Mittelstück mit den Endknöpfchen legt sich in der Zelle zusammen mit dem Geisselfaden, ganz getrennt vom Kopf, um sich dann später zu ihm hinzuwenden. Wie die eigentliche Verbindung geschieht, ist bisher noch rätselhaft. Der Perforationsapparat endlich bildet sich aus der achromatischen Substanz des Kerns und der Kernmembran. Der Sinn dieser ganzen Metamorphose läuft offenbar darauf hinaus, unter sorgfältiger Wahrung des Chromatins die Zelle von allem irgendwie entbehrlichen Protoplasma des Zellleibes zu befreien, und dem auf diese Weise bereits beweglich gewordenen Gebilde einen passenden Perforations- und Bewegungsapparat mit auf den Weg zu geben. Die Zelle, aus der sich so jede Spermie entwickelt, bezeichnet man als Spermatide. Das Chromatin des Kerns dieser Zelle wird im Kopf der Spermie erhalten, ferner wird das Centralkörperchen und vom Plasma des Zellleibes die Geissel und das Mittelstück geliefert. Diese Spermatiden, aus denen sich die Spermien in der angegebenen Weise heraus entwickeln, entstehen durch Teilung aus Zellen, welche Spermatocyten genannt werden und diese wieder ebenso aus Zellen, den Spermatogonien. Die Spermien metamorphosieren sich also aus der dritten Zellgeneration, aus den Enkelzellen.

Die Entwickelung der Eizelle, die Ovogenese, läuft, wie Waldeyer hervorhebt, gerade in entgegengesetzter Richtung als die der Spermien ab. Jedes Geschöpf hat in einem gewissen Stadium seiner Entwickelung einen primären indifferenten Zustand, der aber alsbald nach dem einen oder nach dem anderen Geschlechtscharakter hin ausschlägt. Über die Ursache, welche den Geschlechtscharakter bedingt, vermögen wir nichts auszusagen, wir wissen nur, dass die Spermien wie

die Eizellen von denselben Urgeschlechtszellen herstammen, welche schon ausserordentlich früh auftreten. So kann man sie beim Hühnchen schon am fünften Bebrütungstage erkennen, ohne aber entscheiden zu können, ob es Ovogonien oder Spermatogonien sind, deren Enkel dann Eier oder Spermien werden. Denn auch die Eizelle entsteht aus der Urgeschlechtszelle durch derartige Teilungen, wie die Spermien. Zunächst bilden sich die Ovogonien, aus denen dann die Ovocyten hervorgehen. Auf diesen Stadien bleiben sie so lange stehen, um beträchtlich zu wachsen und endlich zu verhältnismässig grossen Eizellen zu werden, welche jetzt die Zellform, Protoplasma, Kern mit Kernkörperchen, viel ausgeprägter zeigen als die Spermien, bei denen dieselben mehr und mehr verloren geht. Die Eizelle erhält so die chromatische Kernsubstanz wie die Spermie, aber im Gegensatz zu dieser sucht sie sich möglichst viel Protoplasma und dazu noch Dotter als Ernährungsmaterial anzusammeln. Dadurch wird das Ei unter Umständen ein grosses, schwer bewegliches Gebilde mit viel Bildungs- und Nährmaterial belastet. Dies erklärt sich daraus, dass das Ei dazu da ist, das neue Lebewesen aus seiner Substanz heraus zu bilden und zu ernähren. Damit ist aber die Entwickelung der Eizelle noch keineswegs abgeschlossen. Das Ei muss erst zur Befruchtung reif werden und diese Reifung geschieht durch die Ausstossung der Richtungskörperchen und der damit zusammenhängenden Reduktionsteilung.

Die Richtungskörperchen sind die ungleichen Teilungsprodukte der Ovogonie. In der Regel bilden sich bei der Reifung und Befruchtung zwei Richtungskörperchen. Es kommen aber auch weniger und mehr vor, aber die Eizelle für sich selbst produziert nur stets ein einziges. Bei der Maus zeigt sich nach Sobotta folgendes: In der bis zu einer gewissen Grösse ausgewachsenen Ovogonie tritt eine tangential liegende Centralspindel auf, deren Fäden aber an den Enden sich nicht im Pole mit Centralkörperchen vereinigen. Centralkörperchen und Strahlungen fehlen. Hier bei dem Mausei entstehen aus dem Kern (Keimbläschen) 12 Chromosomen, die sich der Quere, nicht wie sonst der Länge nach teilen, dadurch entstehen 24 Tochterchromosomen. Von diesen rücken 12 an den einen, 12 Chromosomen an den anderen Pol der Spindel, welche allmählich eine radiäre Stellung annimmt und sich mit dem Protoplasma der Ovogonie ein wenig kugelig erhebt. Diese Protoplasmakugel teilt sich dann mitten durch, wodurch die Spindel in zwei Hälften zerschnitten wird Während nun die eine Chromosomengruppe mit der einen Spindelhälfte in die Ovogonie zurücksinkt, schnürt sich die andere mit dem umgebenden Protoplasma von der Eizelle los, und dieser abgeschnürte Teil ist das erste vom Ei allein gelieferte Richtungskörperchen.

Wir haben es also in diesem Vorgang mit einem richtigen mito-

tischen Kern und nachfolgender Zellteilung zu thun, sodass man die Richtungskörperchen mit Recht als „Abortiveier“ angesprochen hat. Mit diesem Ausstossungsvorgang sind die Reifungserscheinungen der Ovogonie beendet, auf dessen vitale Bedeutung wir weiter näher eingehen müssen. Die ausgestossenen Richtungskörperchen gehen zu Grunde, auf welche Weise ist noch nicht sicher gestellt.

Durch diese Ausstossung der Richtungskörper wird für die reife Eizelle eine Reduktion der normalen Zahl der Chromosomen zuwege gebracht, sodass diese reife Eizelle nur noch die Hälfte der Chromosomen besitzt. Andererseits ist nachgewiesen worden, dass ein vollkommener Parallelismus besteht zwischen dieser Entwickelung der Ovo-

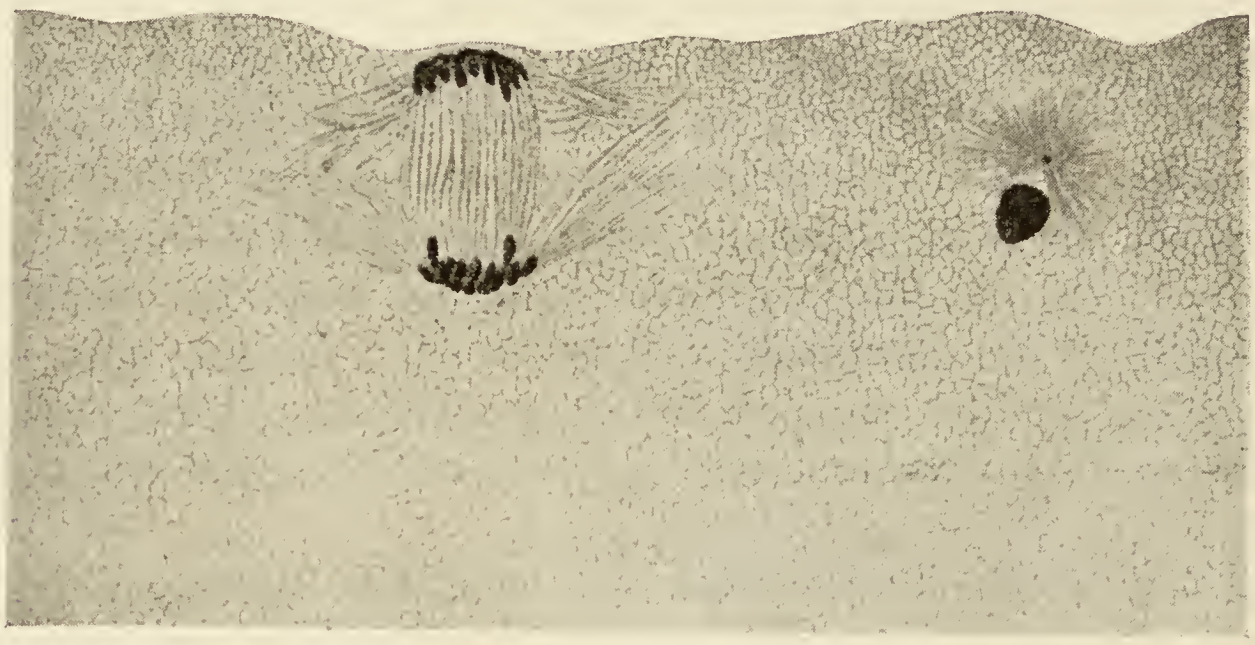


Fig. 32.

Forellenei. 40 Minuten nach der Befruchtung. Links Richtungsspindel. Rechts eingedrungener Samenfadenkopf mit Centralkörperchen und Strahlung. Vergr. 1000. Nach G. Behrens.

gonie zur reifen, befruchtungsfähigen Eizelle und der Spermatogonie zur befruchtungsfähigen Spermie. Auch bei dieser letzteren findet eine ganz ähnliche Reduktion der Chromatinmasse statt. Und zwar geschieht dies zu jener Zeit, während sich die Spermie aus ihrer Bildungszelle zur Spermatide entwickelt. Durch Teilung reduziert sich die Zahl der Chromosomen auf 12, die sich dann verdichtend zum Kopf der Spermie zusammensintern. Ehe diese Reduktionen des Chromatins in den Ovogonien und den Spermatogonien nicht beendet sind, sind beide Geschlechtszellen noch nicht reif, noch nicht befruchtungsfähig. Nach Weismann bezeichnen wir diese eigentümlichen Teilungen, bei denen eine Reduktion der Chromatinmasse stattfindet, als Reduktionsteilungen, gegenüber den gewöhnlichen Zellteilungen, die man nach diesem Autor als Äquaduktionsteilungen charakterisieren kann. So machen denn die Geschlechtszellen drei Ent-

wickelungsperioden durch, welche man nach Boveri als Teilungs- und Vermehrungsperiode, als Wachstumsperiode und endlich als Reifungsperiode unterscheiden kann. In der Teilungsperiode vermehren sich die Urgeschlechtszellen (Spermatogonien und Ovogonien). In der Wachstumsperiode haben die Produkte der ersten Periode (Spermatocyten, Ovocyten) zwei Reduktionsteilungen, (die Spermatocyten äquale, die Ovocyten inäquale Teilungen) durchzumachen, nach deren Ablauf die Spermien und die Eizellen reif und befruchtungsfähig sind, nachdem namentlich die Spermien noch eine Reihe von Umformungen erfahren haben, welche die Spermien zu leicht beweglichen Körperchen ausbilden, wodurch sie

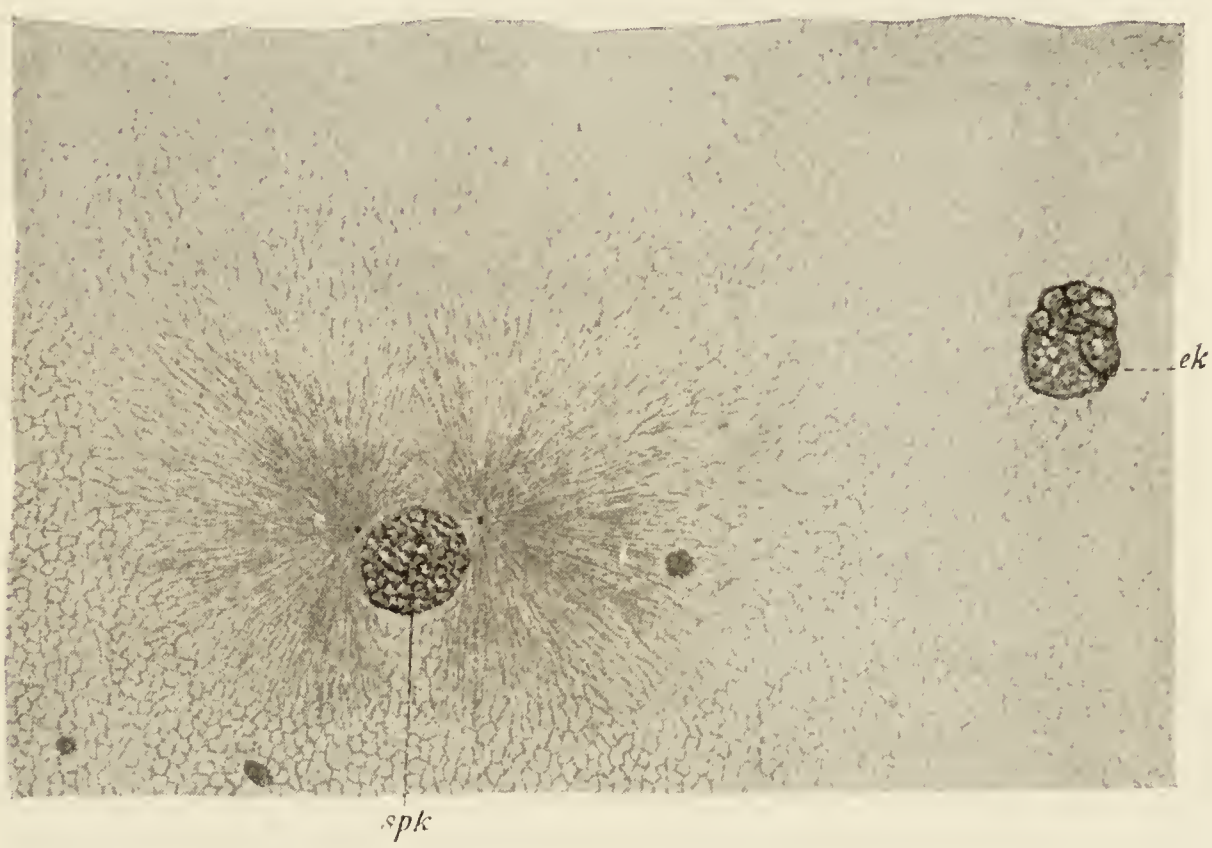


Fig. 33.

Forellenei. 3 Std. 20 M. n. d. Befruchtung. Spermakern (*spk*) mit geteiltem Centralkörperchen und Strahlung. *ek* Eikern. Nach G. Behrens.

aber befähigt werden, die reife Eizelle aufzufinden und in sie einzudringen. Diese letzteren Umformungen sind aber mehr sekundärer Natur, und können bei gewissen Tieren, die zellenförmige Spermien haben, auch ausbleiben.

Hier sei noch darauf hingewiesen, dass eine grosse Menge von Eizellen zu Grunde gehen, dass aber trotzdem in den Ovarien der Neugeborenen ihre Zahl sich noch auf einige Hunderttausende beläuft und auf jede reife Eizelle kommen Hunderttausende von Spermien, von denen aber jedesmal nur eine den Vorzug hat. Durch diese Riesenzahlen sucht sich die Natur die Erhaltung der betreffenden Arten zu sichern.

Die eigentliche Befruchtung erfolgt durch die Verbindung dieser beiden so entstandenen Geschlechtszellen, und stellt demgemäss eine

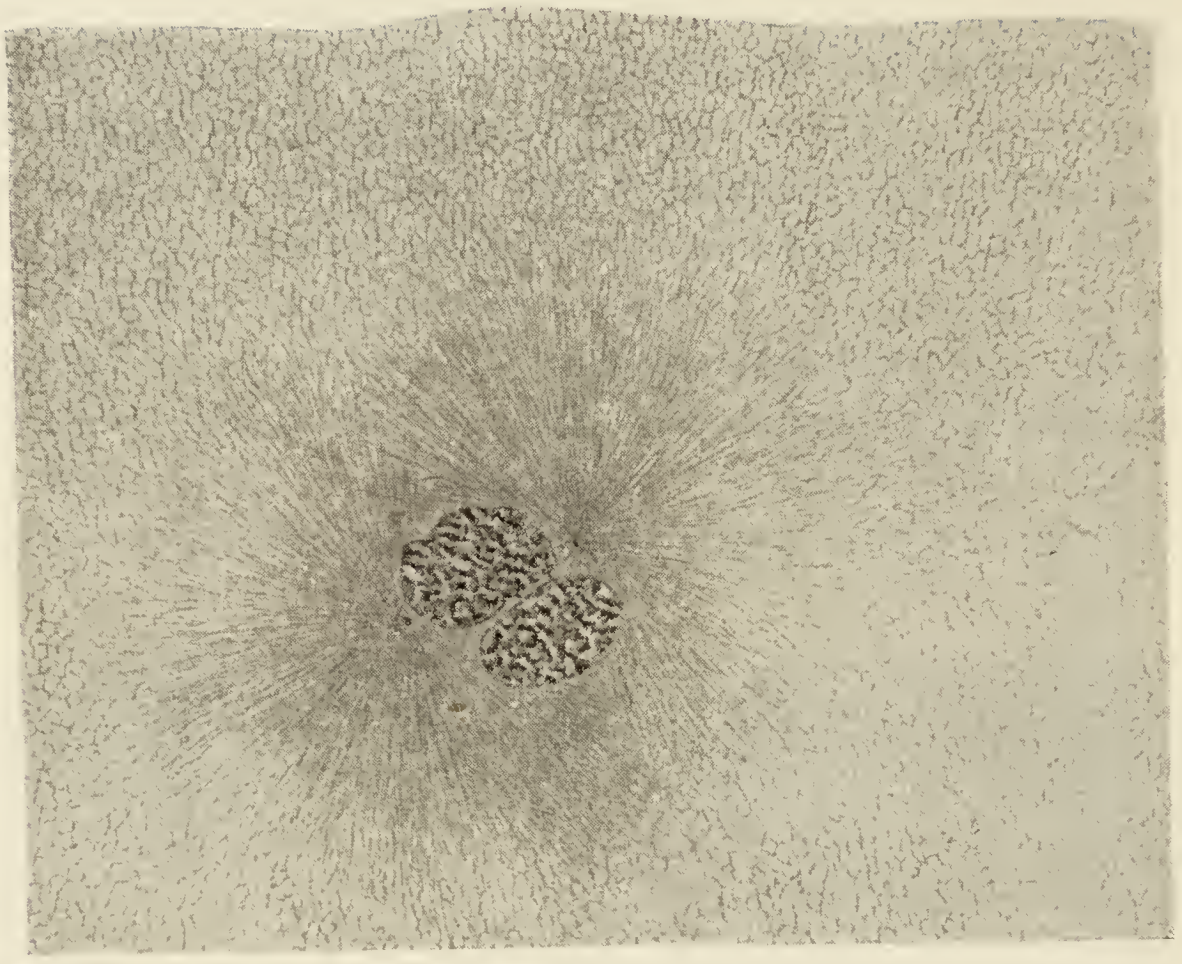


Fig. 34.

Forellenei. 4 Std. 5 Min. nach der Befruchtung. Spermakern und Eikern vereinigen sich. Nach G. Behrens.

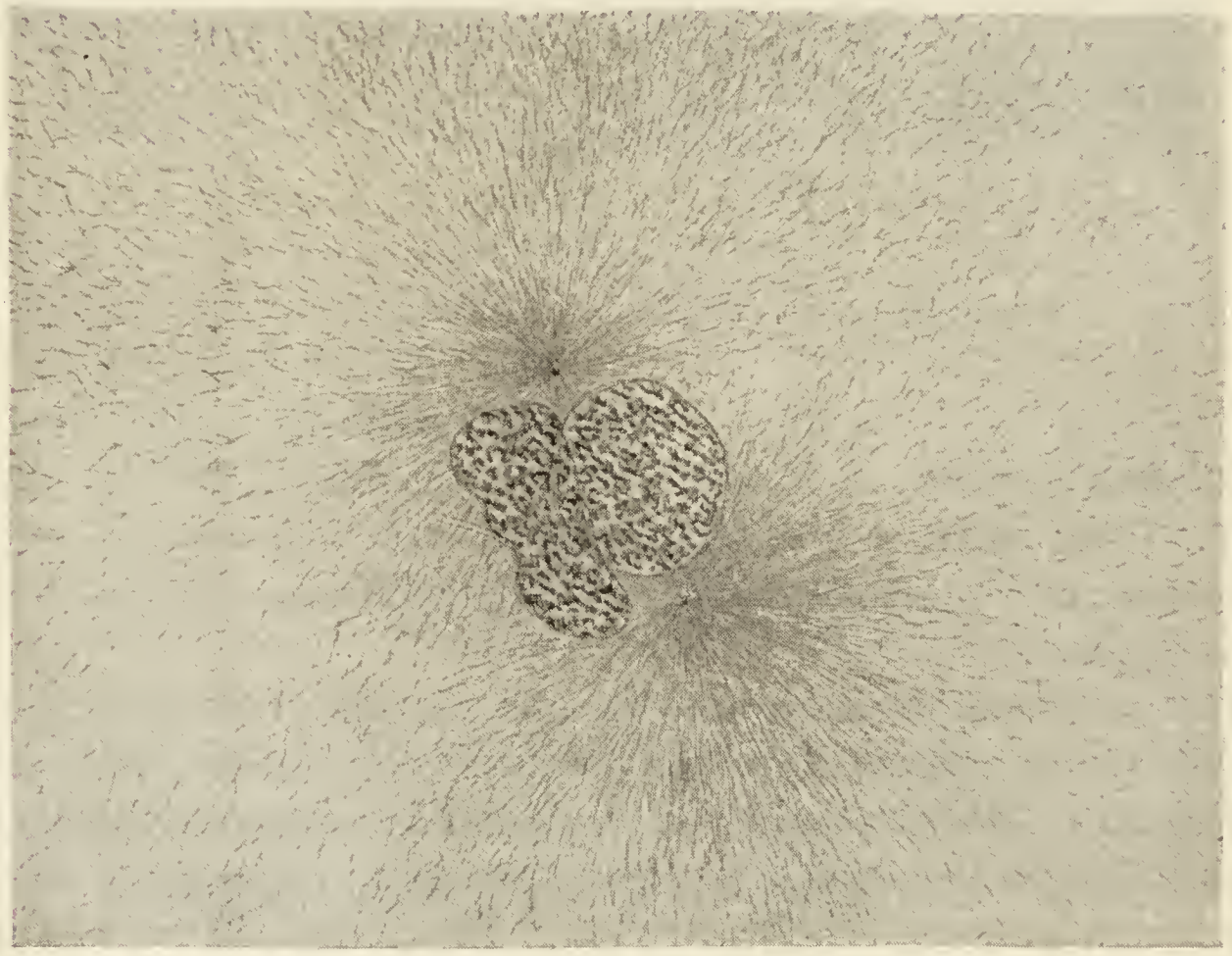


Fig. 35.

Dasselbe wie in Fig. 34, 10 Minuten später. Nach G. Behrens.

Verschmelzung zweier von verschiedenen Individuen stammenden Zellen dar. Nachdem schon sehr lange festgestellt worden war, dass die Spermien in die Eizelle eindringen, konnte O. Hertwig 1875 an Seeigeleiern beobachten, dass einige Zeit nach dem Eindringen der Spermie ein zweiter Kern im Ei auftauchte, der sich dem Eikern näherte und alsbald mit ihm verschmolz.

O. Hertwig nahm auf gute Gründe gestützt an, dass der neu erscheinende zweite Kern der umgewandelte Kopf der eingedrungenen Spermien sei und stellt damit fest, dass das Wesen der inneren Befruchtung die Verschmelzung der beiden Kerne sei. Fast gleichzeitig und völlig unabhängig von O. Hertwig hat E. van Beneden das Wesentliche dieser Vorgänge in derselben Weise beim Kaninchen aufgedeckt.

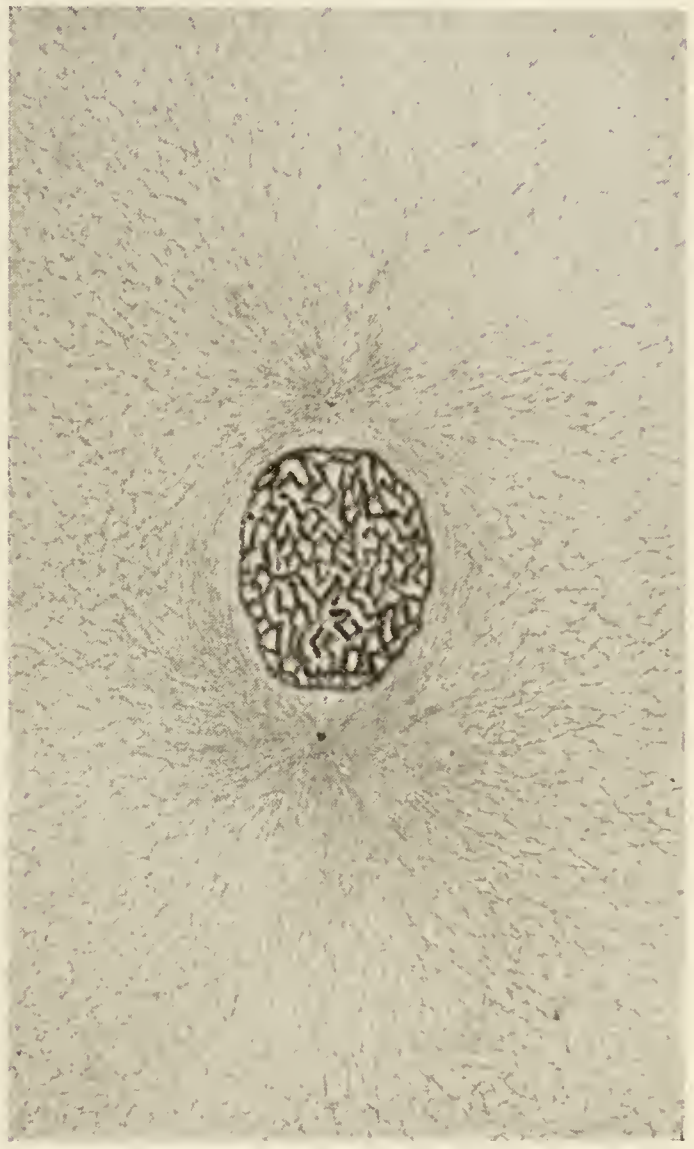


Fig. 36.

Forellenei. 7 Std. n. d. Befruchtung. Spermakern und Eikern zum Furchungskern vereinigt. Nach G. Behrens.

Mit den neuen Methoden der Fixierung und Färbung hat man den Befruchtungsakt in sehr vollkommener Weise studieren können. Man überblickt ihn in den beifolgenden, sehr schönen Abbildungen. Bei den verschiedenen Tieren verläuft der Vorgang insofern etwas verschieden, als z. B. bei der Maus der Faden zum grössten Teil nicht mit in das Ei gelangt, indem er sich zusammenklumpt und abfällt. Beim Kaninchen, Axolotl und Triton dringt dagegen der ganze Faden mit ein, um sich noch längere Zeit im Inneren der Eizelle zu erhalten. Schliesslich verschwindet er ausnahmslos. Bei diesem Auflösungsprozess findet offenbar eine Vermischung seiner Substanz mit dem Protoplasma der Eizelle statt. Allen aber ist gemeinsam, dass, sowie der Spermienkopf in das Protoplasma der Eizelle eingedrungen ist, derselbe sofort beträchtlich aufschwillt und sich abrundet. Man bezeichnet ihn jetzt als männlichen Vorkern oder als Spermakern. Der weibliche reife Eikern ist trotz seiner Reduktion immer noch etwas grösser als der Spermakern.

Tiere, welche ihre Eizellen und Spermien im Wasser ablegen, haben

eine Schutzvorrichtung zur Reinerhaltung der Art, insofern die Eizellen schon vor der Befruchtung eine dicke Schale entwickeln, in der sich ein oder mehrere Kanäle, Mikropylen, befinden, durch die nur Spermien von Tieren derselben Art hindurchgelangen können. Bei anderen Eiern findet sich eine andersartige Schutzvorrichtung, die dazu angethan ist, eine polysperme Befruchtung zu verhindern. Sobald es nämlich einer einzigen Sperme gelungen ist, in das Ei einzudringen, so bekommt das Ei sehr schnell, oft in wenigen Momenten oder Minuten eine Hülle, welche jeder weiteren Spermie das Eindringen unmöglich macht. Es kommt freilich trotzdem vor, namentlich wenn die Eier nicht unter ganz normalen Verhältnissen sich befinden, dass mehrere Spermien eindringen, (Polyspermie), dann verschmilzt aber nur eine bevorzugte Spermie mit den Eiern und es gehen die übrigen zu Grunde, oder aber es kommt zu monströsen Bildungen.

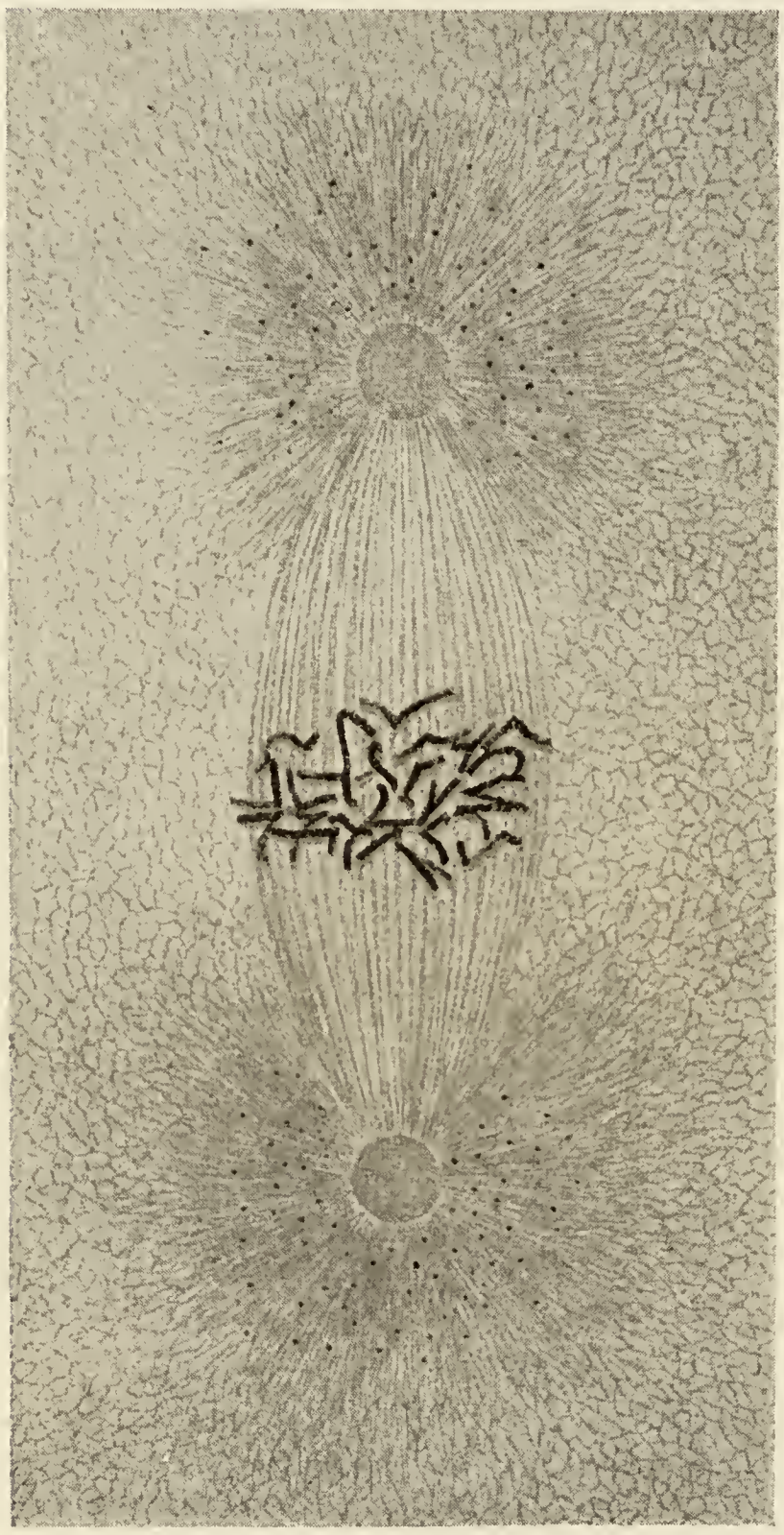


Fig. 37.

Forellenei. 7 Std. 15 Min. nach der Befruchtung. Erste Furchungsspindel. Nach G. Behrens.

Nächst der Anschwellung des Spermakerns und seiner Umbildung zur richtigen Kernform, ist sogleich nach dem Eindringen das Deutlichwerden des Centralkörperchens auffallend, welches aus dem Mittelstück der Spermie hervorgeht, und welches bei der Befruchtung allein durch die männliche Geschlechtszelle auf das Ei übertragen wird, indem sich am Eikern kein Centralkörperchen nachweisen lässt, sodass dieses höchst wahrscheinlich untergeht, auf keinen Fall aber aktiv hervortritt.

Sofort nach dem Auftreten des Centralkörperchens erscheint an

demselben zuerst eine schwächere, dann immer stärker werdende Strahlung, welche bei den Seeigeleiern z. B. die ganze Substanz der Eizelle durchdringt, während sie bei einigen Tieren, z. B. der Maus, nur wenig zur Ausbildung kommt.

Diese von dem Centralkörperchen ausgehende radiäre Strahlung, wie man sie, allerdings nicht sehr stark, rechts in der Fig. 32 an dem Forellenei sieht, ist nach dem, was wir jetzt von der Plasmastrahlung wissen, sicherlich trajektorieller Natur, d. h. das Morphoplasma der Eizelle wird durch den vom Centralkörperchen ausgehenden Reiz gezwungen, sich in den Richtungen der stärksten Übertragung dieses Reizes anzuordnen, während dazwischen das Hyaloplasma bleibt, während die grösseren Dotterkörnchen mehr peripherwärts ausweichen. Dabei rückt das Centralkörperchen an den entgegengesetzten Pol des Spermakerns und dieser bewegt sich nun mit dem Centralkörperchen und seiner Strahlung vorauf, langsam gegen den Eikern, der sich allmählich gegen die Mitte des Eies bewegt, wo dann die Vereinigung beider Kerne erfolgt. Wie R. Fick und ich beobachteten, gerät der Eikern bei Annäherung der Spermastrahlung in heftige amöboide Bewegung, die auch noch nach der Vereinigung beider Kerne anhält. Höchst wahrscheinlich ist diese Annäherung beider Kerne auf den Einfluss bis dahin noch unbekannter chemotaktischer Vorgänge zurückzuführen. Dabei ist von grossem Interesse die Thatsache, dass schon vor der ersten Berührung zwischen Spermie und Ei in diesem Substanzenordnungen vor sich gehen, wie Roux und andere gefunden haben, sodass schon eine erhebliche gestaltende Wirkung der Spermie auf das Ei stattfindet, ehe noch die Kopulation der Kerne sich vollzogen hat. Roux ist der Ansicht, dass diese Wirkung der Spermie auf das Ei schon als befruchtende Wirkung zu bezeichnen ist, welche die notwendige Vorstufe der normalen Bildung des Embryo darstellt.

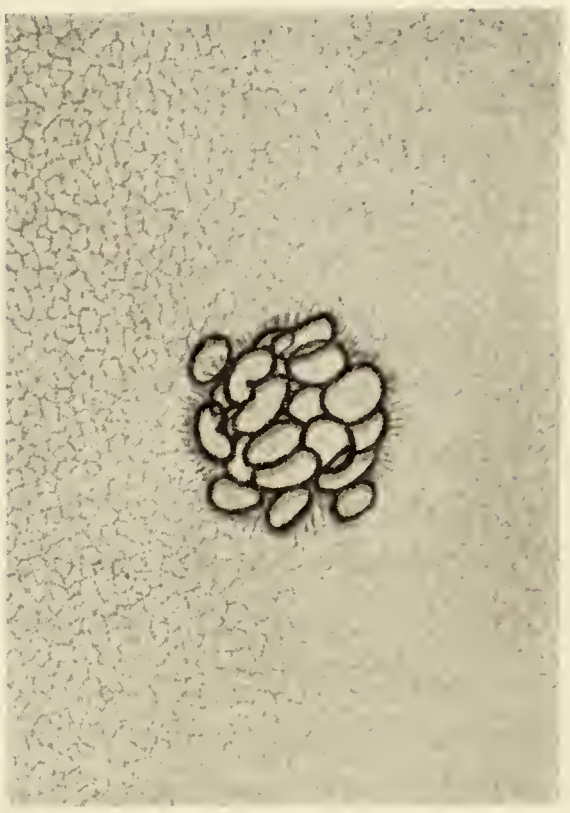


Fig. 38.

Querschnitt einer Tochterplatte der ersten Furchungsspindel des Forelleneies. Die Chromosomen bilden Ringe. Nach G. Behrens.

Roux empfiehlt zur Demonstration der Vereinigung von Sperma- und Eikern die von ihm sogenannte Selbstkopulation von zwei oder mehreren bis 6 Centimeter von einander entfernten, gefärbten Chloroformtropfen, welche auf alte gesättigte wässerige Karbollösung gesetzt

werden. Diese bilden, wie ich bestätigen kann, prachtvolle Strahlungen, die sich einander nähern, um schliesslich mit einander zu verschmelzen. Allerdings ist dieser Vergleich insofern nicht mehr ganz passend, weil der Eikern nach neueren Forschungen keine Strahlung besitzt.

Schon hier mag erwähnt werden, dass beim Amphibienei sich der Weg der Spermie in der Eizelle durch eine nachgezogene Pigmentstrasse markiert. W. Roux hat den Verlauf dieser von der Spermie gebildeten Pigmentstrasse bei verschiedenen Lagen der Eintrittsstelle derselben am Ei genau verfolgt und konnte daraus erkennen, dass sich der Mechanismus der Zusammenführung der beiden Geschlechtskerne sich aus zwei typisch verschiedenen Vorgängen zusammensetzt. Nachdem die Spermie in das Ei eingedrungen, ist der erste intraovale Verlauf derselben so, dass er in einer meist geraden Richtung annähernd rechtwinkelig zur Tangente der Eintrittsstelle der Peripherie zieht. Charakteristisch für diese erste Verlaufsstrecke der Penetrationsbahn ist es, nach Roux, dass die Richtung derselben noch keine direkte Beziehung zum Eikern erkennen lässt, also eine reine Penetrationsbewegung in den Zellleib des Eies darstellt. Die Länge der Penetrationsbahn variiert unter normalen Verhältnissen relativ wenig, sodass dieser erste Verlauf die Spermie annähernd stets derselben Schicht des Zellleibes zuführt, welche man am Froschei an der Färbung des feinkörnigen Dotters erkennen kann. Nach dem Durchlaufen dieser ersten Strecke der Bahn schlägt die Spermie meist unter ziemlich schroffer Umbiegung eine zweite Verlaufsrichtung ein, welche den Samenkern geradewegs dem Eikern nähert, oder direkt zuführt. Roux bezeichnet daher diesen Zwischenteil der Bahn als Kopulationsbahn. Der Winkel, den beim Froschei die erste und zweite Verlaufsrichtung mit einander bilden, ist ein wesentlich verschiedener je nach der Lage der Eintrittsstelle der Spermie. Ist der Samenkörper in der Nähe der Mitte des oberen Poles eingedrungen, so beträgt er einen rechten; je näher aber die Eintrittsstelle dem Äquator gelegen ist, um so rascher nähert er sich einem gestreckten Winkel. Roux findet den Eikern im unbefruchteten Ei gewöhnlich etwas oberhalb des Centrums der Eizelle, zur Zeit der Kopulation steigt er dagegen stets $^1/_5$ bis $^1/_4$ Eiradius höher hinauf. Zuweilen konnte Roux erkennen, dass auch der Eikern eine allerdings nur kleine gegen den Spermakern gerichtete Bewegung gemacht hatte. Da nun die Spermie zunächst radiär eindringt, so hat sie die Richtung gegen die Eiachse hin, bewegt sich also innerhalb der durch die Eintrittsstelle und die Achse gegebene Meridianebene des Eies. (Steht die Eiachse schief, wie bei Rana esculenta, so neigt sie sich mit ihrem oberen Ende gegen die Eintrittsstelle der Spermie hin; daher steht die durch die Eintrittsstelle der Spermie und durch die schiefstehende Eiachse gehende Meridianebene gleichwohl senk-

recht, und kann deshalb auch mit der senkrechten ersten Furche zusammenfallen, da sie in ihrer sonstigen Richtung übereinstimmen.) Biegt die Spermie dann direkt gegen den Eikern um, so braucht sie diese Ebene nicht zu verlassen, sofern nur der Eikern selber innerhalb dieser Achse gelegen ist, was nach Roux annähernd der Fall ist. So erklärt sich die in der Regel stattfindende Koincidenz des Sameneintrittsmeridians mit dem Verlaufs- und Kopulationsmeridian, obschon Ausnahmen von dieser Koincidenz vorkommen können. Roux schliesst daraus: „Die spezielle Richtung der ersten, stets senkrecht stehenden und durch den Mittelpunkt des Eies gehende Teilungsebene des Froscheies wird unter normalen Verhältnissen durch die Richtung der kopulative Linie der beiden Geschlechtskerne bestimmt und steht derselben parallel oder geht durch diese Linie selber hindurch.“ Auf dieses wichtige Verhältnis werden wir noch wieder zurückzukommen haben.

Oft schon, bevor sich die beiden Geschlechtskerne an einander gelegt haben, tritt eine Teilung des Centralkörperchens am Spermakern ein, und dieselben rücken jetzt, nach der Aneinanderlagerung beider Kerne an die Pole des Kernkomplexes. Dann verschwinden die Membranen beider Kerne, es vermischt sich der Kernsaft beider Kerne und vertheilt sich in Protophlasma der Eizelle. Das Chromatin aber bildet zwei völlig gleiche Chromosomengruppen, von denen bei der Maus 12 vom Spermienkopf, 12 aber vom weiblichen Vorkern herkommen, sodass also keine direkte Verschmelzung des männlichen und des weiblichen Chromatins in diesem Stadium stattfindet, dass also die Kopulation zu keiner vollkommenen Vermischung der beiderlei Kernsubstanzen, in denen offenbar einerseits die individuellen Eigenschaften des Vaters, andererseits die der Mutter potentia enthalten sein müssen, stattfindet. Diese jetzt von allen Beobachtern bestätigte Thatsache, welche zuerst van Beneden an Ascaris megalocephala erkannt hat, hat Roux schon früher aus der Thatsache erschlossen, dass konstante Beziehungen zwischen der Kopulationsrichtung und der Kerntheilungsrichtung vorhanden sind. Nachdem sich dann wie bei einer gewöhnlichen Mitose eine richtige Spindel (Furchungsspindel) ausgebildet hat, erreicht der ganze Prozess das Stadium der Mesophase, wo also 12 männliche und 12 weibliche Chromosomen in einer annähernd die Mitte der Spindel senkrecht schneidenden Ebene kreuzförmig angeordnet liege. Nachdem die Längstheilung der Chromosomen wie bei jeder Mitose erfolgt ist, rücken von den so enstandenen 48 Tochterchromosomen 24 nach dem einen, 24 nach dem andern Pol, von denen also jedesmal 12 männlich und 12 weiblich sind. Nach dem Ablauf dieses mitotischen Prozesses tritt an beiden neu gebildeten Kernen die Verschmelzung der männlichen und der weiblichen Chromosomen ein, sodass eine Unterscheidung derselben jetzt nicht mehr mög-

lich ist, und beide Kerne rekonstruieren sich vollständig, nachdem Spindel und Polstrahlungen geschwunden sind. In der Nähe eines jeden Kerns findet sich ein Centralkörperchen, welche nach dem oben Gesagten durch Theilung aus dem mit der Spermie ins Ei eingedrungenen männlichen Centralkörperchen entstanden sind, sodass es, wenigstens nach unserer bisherigen Kenntnis höchst wahrscheinlich eine durchgehende Regel ist, dass die Centralkörperchengenerationen der neuen Embryonalzellen alle männlichen Ursprungs sind, sodass dieser für die Mechanik der Zelltheilung so wichtige Apparat bei dem Eindringen der Spermie, von dieser der Eizelle und damit den Furchungszellen des neu entstehenden Geschöpfes geliefert wird.

Ausser der Verschmelzung des männlichen und weiblichen Kerns, und seiner Substanzen findet aber auch bei der Befruchtung eine Verschmelzung von männlichem und weiblichem Protoplasma statt, denn auch die Spermien sind Träger einer, wenn auch nur geringen Masse von Protoplasma, welches sich am Mittelstück und vielleicht auch am Kopf findet, sodass selbst in den Fällen, wo die Geissel nicht mit in das Ei eintritt, für einen Uebertritt von männlichem Protoplasma ins Ei gesorgt ist. Dabei ist wohl zu beachten, dass die fertigen befruchtungsfähigen, Geschlechtszellen, Spermie und Eizelle im Laufe der Verteilung ihrer Mutterzellen eine wichtige Zelleigenschaft verloren haben, sie vermögen sich nämlich allein nicht weiter zu teilen. Erst durch die Verschmelzung während des Befruchtungsaktes erlangen sie die eingebüsste Eigenschaft wieder. Eine derartige Ausnahme von der Regel der selbstthätigen Teilbarkeit der Zellen finden wir nur an sehr stark in einer bestimmten Richtung differenzierten Zellen, z. B. an ausgewachsenen Ganglienzellen, an denen bisher noch niemand Zellteilungen nachgewiesen hat und deren Kerne sowohl durch Konfiguration wie Grösse und färberisches Verhalten der Kernzwischensubstanz sich ohne weiteres von anderen Gewebszellen als spezifisch veränderte Kerne unterscheiden lassen.

So kommen wir ungezwungen zu dem Satz: Das Wesen der Befruchtung ist die Verschmelzung zweier Zellen zu einer einzigen und die Befruchtung würde als perfekt angesehen werden müssen, wenn sich diese Verschmelzung vollkommen vollzogen hat. Dieser Definition der Befruchtung entspricht das Verhalten der einfachsten Form bei den niederen Pflanzen, nämlich die Konjugation zweier Zellen und auch bei den Infusorien, wo bei der Befruchtung in erster Linie die Kerne in Aktion treten, findet vermutlich durch die sich bei der Konjugation zweier Individuen bildende Protoplasmabrücke, durch welche die auszutauschenden Kernteile hindurch wandern, auch ein Austausch von Protoplasmateilen statt. Auf den ersten Blick spricht manches für die von Boveri aufgestellte Theorie, dass bei der Befruchtung Ei

und Spermie gegenseitig das, was ihnen fehlt, ergänzen, indem ersterem das Centralkörperchen, letzterem das Protoplasma fehlen soll, sodass der Zweck der Befruchtung die Vereinigung der Kerne als Träger der Vererbungssubstanzen ist, das Wesen der Befruchtung dagegen darin zu suchen ist, dass nach der Paarung der Geschlechtszellen fortgesetzt Zellteilungen stattfinden. Diese Teilungen werden aber nach Boveri durch die Einführung eines neuen lebenskräftigen Centralkörperchens seitens der Spermie ermöglicht, welche auf das von der Eizelle gelieferte Protoplasma einwirkt. Aber gegen diese Vorstellung erheben sich mancherlei Bedenken: Namentlich ist es keineswegs sicher, dass die Paarung der Kerne für die Teilungsvorgänge belanglos sei. Wir müssen deshalb mit Waldeyer daran festhalten, dass die Befruchtung in der Verschmelzung zweier gleichwertiger Zellen bestehe.

Weswegen pflanzen sich die höheren Tiere nur auf dem Wege der Befruchtung fort und nicht durch einfache Teilung oder Sprossung, wie so viele niedere Lebewesen, und selbst höhere Pflanzen und gewisse Tiere (Cölenteraten, Würmer)? Weswegen wird bei einem gewissen Grad höherer Organisation die Befruchtung zur Notwendigkeit? Nach Waldeyer ist zur Zeit eine Beantwortung dieser Frage nicht möglich. Vielleicht handelt es sich darum, dass der Befruchtungsvorgang dazu dient, die Variabilität der Organismen und ihre Anpassungfähigkeit zu vermehren, welche bei den höhern Organismen, da ihre Körperzellen äusseren Einflüssen nicht oder nur schwer zugänglich sind, ausgeschlossen erscheint, während die Geschlechtszellen noch impressionsfähig sein dürften, sodass sie neu Erworbenes, allerdings wohl auf sehr verschlungenem Wege, dessen Kenntnis uns bisher gänzlich fehlt, übertragen können.

Vererbung.

Die Übertragung der körperlichen und geistigen Eigenschaften des Vaters und der Mutter durch die Keimzellen auf das Kind ist eines der wichtigsten und zugleich rätselhaftesten Probleme, vor das der Menschengeist gestellt ist. Die Kraft der Vererbung muss eine ganz ausserordentlich grosse sein, denn mit welcher Sicherheit vererben sich nicht nur die allgemeinen Eigenschaften des menschlichen Körpers und Geistes, sondern auch spezielle Eigentümlichkeiten der Eltern, bald des Vaters bald der Mutter, ja die Kraft, mit welcher sich Familien- und Rasseeigentümlichkeiten vererben, ist oft geradezu frappierend. Wie oft tritt zu unserer Überraschung am Enkel eine Eigentümlichkeit des Grossvaters oder der Grossmutter, welche bei den Eltern latent blieb, wieder mit grosser Deutlichkeit hervor! Alle diese Thatsachen sind

allgemein bekannt und bedürfen weiter keiner Erörterung. Wir müssen aber die Frage aufwerfen, worin besteht die Kraft der Vererbung, wo haben wir die Träger derselben in den sich paarenden Zellen zu suchen?

Wie bekannt sind in den Geschlechtszellen der Anlage nach alle Eigenschaften eines erwachsenen Menschen vorhanden, ohne aber, dass es uns möglich wäre, sie mit dem Mikroskop oder gar chemisch nachzuweisen. Offenbar wirken sie wie ein Wachstumsimpuls auf den Keim. Von vornherein ist es aber wahrscheinlich, dass nicht chemische Verbindungen, sondern aus diesen aufgebaute Strukturen die Träger der Vererbung sind. Da nun die Spermie im wesentlichen aus einem Zellkern besteht, so wird nach O. Hertwigs und Strasburgers Vorgang fast allgemein der Kern als der wichtigste Träger der Vererbung angesehen, sodass der Zellkern den Baumeister des neu gestaltenden Organismus darstelle. Je nachdem die väterlichen oder mütterlichen Eigenschaften in ihm überwiegen, ähnelt das neue Geschöpf mehr dem Vater oder der Mutter. Da aber nach den neueren Forschungen am Mittelstück der Spermie Protoplasma in konzentrierter Form sich vorfindet, das wahrscheinlich bei der Befruchtung mit in das Ei eingeführt wird, sodass also auch männliches Protoplasma mit in das Ei gelangt. so können wir nicht ohne weiteres einen Einfluss des Protoplasmas bei der Vererbung ausschliessen. Immerhin scheint aber doch der Kern, speziell die Chromatinsubstanz als der wichtigste Träger der Vererbung angesehen werden zu müssen.

Diese Kerntheorie der Vererbung stützt sich vornehmlich auf folgende Überlegungen. Schon der Botaniker Nägeli war zu der Vorstellung gekommen, dass die Geschlechtszelle zwei verschiedene Arten von Protoplasma enthalten müsste, nämlich erstens Ernährungsplasma und zweitens eine besondere Art von Plasma, welche sowohl in der Spermie wie in der Eizelle in gleicher Menge vorhanden wäre, und welches die erblichen Eigenschaften übertrage. Nägeli nannte dies Plasma „Idioplasma“, welches in Gestalt eines feinen Netzwerkes durch die ganze Zellsubstanz sich ausbreite und ein festeres Gefüge von gesetzmässiger Verbindung kleinster Stoffteilchen oder Micellen darstelle. Gegenüber dieser rein logisch konstruierten Substanz des Idioplasmas, welche als solche der mikroscopische Beobachtung unzugänglich ist, stellten dann O. Hertwig, Strassburger und v. Koelliker, die Hypothese auf, dass das Chromatin des Kerns jenes von Nägeli geforderte Idioplasma sei.

Der Gedankengang ist nach O. Hertwig etwa folgender: Das Kind ist im allgemeinen ein Mischprodukt seiner beiden Eltern; es empfängt vom Vater und Mutter gleiche Mengen wirksamer Teilchen, welche Träger der vererbbaren Eigenschaften sind. Ei und Samenzelle

sind daher zwei einander entsprechende Einheiten, von denen eine jede mit allen erblichen Eigenschaften der Art ausgestattet ist und gleichviel Erbmasse dem Kinde überliefert. Bei der Befruchtung sind aber nur die Kerne, nämlich der weibliche und der männliche Vorkern einander gleich, während das Protoplasma der Eizelle und der Spermie einander sehr ungleich sind, daher können auch nur die zu einer neuen Anlage, dem Keimkern, sich vereinigenden Kernsubstanzen die von den Eltern auf das Kind übertragenen Erbmassen sein.

Ferner müssen wir annehmen, dass sich die vermehrende Erbmasse zwischen den Abkömmlingen der befruchteten Eizelle gleichmässig vertheilt, denn einmal bringt jeder Organismus wieder zahlreiche Ei- oder Samenzellen hervor, die wieder dieselbe Erbmasse in der gleichen Menge enthalten, wie die Geschlechtszellen, aus denen sie entstehen. Die verschiedenen Zellen desselben Tieres sind aber verschieden gross, während die Kerne nahezu gleich gross sind. Bei Pflanzen und bei niederen Tieren ist fast jeder kleinste Zellkomplex des Körpers imstande, das Ganze aus sich heraus zu produzieren. Schneidet man z. B. aus dem Stengel einer edlen Rose eine ganz kleine Knospe heraus und okuliert sie in den Stamm einer Wildrose hinein, so entwickelt sich aus diesem Auge ein Spross, der alle Eigenschaften des edlen Mutterstammes hat. Jede Zelle schliesst also eine gleiche Menge der Erbmasse ein, die sich beim Wachsen gleichmässig verteilt und zwischen je zwei Kernteilungen immer wieder auf seinen vollen Bestand ergänzt. Diese Ergänzung kann nur eine materielle sein, es muss sich bei dieser Erzeugung um eine Art Assimilation, um eine Umwandlung des Protoplasma in die spezifishen Kernsubstanzen handeln. Wie sehr die mitotischen Teilungsvorgänge dazu angethan sind, qualitativ und quantitativ gleiche Beträge des Chromatins auf die Tochterzelle zu übertragen, haben wir bei der Besprechung dieser Vorgänge an der Hand der Rouxschen Auseinandersetzungen gesehen. Falls aber in der Kernsubstanz die Erbmasse wirklich vorhanden, so müssten sich auch Einrichtungen finden, welche eine Summierung der Erbmasse bei der Kernkopulation verhinderten. Dies findet nun in der That in der Reduktionsteilung statt, auf die wir oben bei der Entwickelung der Geschlechtszellen hingewiesen haben.

So sehr aber auch eine ganze Reihe von Thatsachen dafür sprechen, dass wir im Chromatin der Zellkerne die Vererbungssubstanz zu suchen haben, so bleibt vorläufig diese Annahme doch noch Hypothese. Denn auch Boveris interessante Experimente vermögen noch nicht einen strikten Beweis für die Kernvererbungslehre zu liefern. Boveri zerschüttelte die Eier einer Seeigelart (Sphaerechinus granularis) und befruchtete dieselbe mit Spermien einer anderen Seeigelart (Echinus micro tubercularis), Boveri erhielt auf diese Weise sowohl Bastardlarven als

auch Larven, welche ausschliesslich den Typus von Echinus microtubercularis hatten. Streng genommen gelang es aber diesem Experimentator nicht nachzuweisen, dass jedesmal ein kernloses Stück eines Eies von Sphaerechinus granularis, durch eine Spermie von Echinus microtubercularis befruchtet Bastardlarven von Echinuscharakter liefere.

Über die Zusammensetzung der Erbsubstanz, des Idioplasma, hat man sich verschiedentlich die Vorstellung gemacht, dass sie aus Elementarteilen zusammengesetzt sei, welche im Gegensatz zu den Atomen der Physiker und Chemiker, wachsen und sich durch Teilung vermehren können. Es sind dies die Karyomikrosomen van Benedens, die Micellen Nägelis, die Idioplasten O. Hertwigs, Dinge, wie wir sie bei der Lehre vom Protoplasma und seiner Struktur als die Bionten von W. Roux kennen gelernt haben.

Wir müssen auf die verschiedenen Theorien der materiellen Übertragung der Erbsubstanz etwas weiter eingehen.

Es ist klar, wenn jeder Kern einer beliebigen Zelle des Kindes die speziellen Eigenschaften des Vaters und der Mutter einschliesst und daran ist nach dem was wir von den Kreuzungsresultaten und den Okulationen wissen kaum, zu zweifeln, so muss, wenn das Kind heranwächst und seine Kernmasse sich so und soviel millionenmal vermehrt, das mütterliche Erbteil des ursprünglichen Eikerns und das väterliche des Spermakerns in jedem dieser einzelnen Kerne millionenmal geteilt sein. Es wird nun offenbar zwischen je zwei aufeinander folgenden Kernteilungen immer wieder auf seinen vollen Bestand ergänzt. Diese Ergänzung der Kernsubstanz muss auf Kosten des Protoplasmas geschehen und zwar so, dass sich dieses in die spezifische Kernsubstanz durch Assimilation umwandelt. Die so neu gebildete Kernsubstanz muss sich der Konfiguration derjenigen alten Kernsubstanz, die wir als Träger der Erbeigenschaften anzusprechen haben, bis ins Detail anpassen, ihr in Bezug auf chemische Zusammensetzung und Struktur völlig gleichen. Sollen also sich die Eigenschaften des Kerns der befruchteten Eizelle auf alle Kerne des neuen Geschöpfs übertragen, so muss die Erbmasse des Kerns im Stande sein Protoplasma, welches an und für sich nicht Erbmasse ist, in Erbmasse zu verwandeln.

Der Botaniker J. Sachs hat die Hypothese aufgestellt, dass es sich bei der Vererbung um spezifisch chemische Verbindungen handle. Dieser Forscher geht von dem Satz aus, dass die Form der Organe nur die äussere Erscheinung ihrer verschiedenen materiellen Beschaffenheit sei. Wenn wir an einer Pflanze z. B. Laubblätter, Kelchblätter und Blumenblätter unterscheiden, so nimmt J. Sachs für jedes dieser Organe einen spezifischen chemischen Stoff an, sodass man von einem Laubblattstoff, einem Kelchblattstoff und einem Blumenblattstoff

sprechen könnte. Von jedem dieser Stoffe tritt etwas in den Kern der Keimzelle, um beim Wachstum der neuen Pflanze die neuen Organe zu bilden. Es erfordert diese Hypothese, wie man sieht, eine ungeheure Zahl von Stoffen, wie man sie kaum auszudenken vermag und für die unsere chemische Vortsellung vollständig versagt.

Im Gegensatz zu Nägeli nimmt Weismann mit vielen neuen Forschern an, dass die Vererbungssubstanz, das Keimplasma, welches dem Nägelischen Idioplasma dem Inhalt nach entspricht, in den Zellkern und zwar in das Chromatin desselben zu verlegen sei. Im Anschluss an Darwin, welcher als materielle Träger der Erblichkeit kleine organisierte Keimkörper, Pangene annahm, die sich bei Entwickelung im ganzen Körper verbreiten sollen, um sich im neuen Organismus durch Teilung zu vermehren, nimmt Weismann eine ungeheure Zahl kleiner Keimchen in der Erbsubstanz des Kerns an, welche die Träger der verschiedenen Eigenschaften der Zellen, Gewebe und Organe darstellen. Es sind dies die Biophoren, welche imstande sind, sich selbsthätig zu ernähren, zu wachsen und zu teilen. Sie sind zu Gruppen oder Packeten verbunden, welche ihrerseits wieder eine höhere Einheit darstellen und von Weismann als Determinanten bezeichnet werden; diese Determinanten, welche also Biophoren verschiedener Art enthalten sind ihrerseits im Ei entsprechend der Zahl der verschiedenen Zellenarten vorhanden. Die Determinanten sind im Keimplasma fest lokalisiert und zu sehr komplizierten Haufen vereinigt, welche Weismann als Id bezeichnet. Dies Id besitzt eine höchst verwickelte Architektur und stellt den Inbegriff aller zum Aufbau eines Individuums bestimmten Determinanten dar. Wie die Biophoren und Determinanten, vermag das Id, welches Weismann zur Erklärung bestimmter Erscheinungen sich in der Mehrzahl vorkommend denkt selbsthätig zu wachsen und zu teilen und dadurch wird die Fortpflanzung eingeleitet. Die Iden sind massgebend für die Gestalt des Gesamtorganismus. Die im Keimplasma zu einer komplizierten Architektur aufgebauten Determinanten werden im befruchten Ei durch einen besonderen Mechanismus allmählich auf dem Wege der Kern- und Zellteilungen auseinandergelegt und auf die einzelnen Zellen, deren Charakter durch die Determinanten bestimmt wird, verteilt. Weismann unterscheidet wie Roux zwei Arten von Kernteilung, nämlich die erbgleiche und die erbungleiche Teilung, die erstere Teilung bringt Tochterzellen genau gleicher Art hervor, während die letzte Teilung die Differenzierung der einzelnen Zellenarten ermöglicht. Da das Keimplasma sehr zahlreiche Iden enthält, von denen bei der erbungleichen Teilung nur eine bestimmte Anzahl in aktiv wirkende Determinanten zerlegt wird, während ein anderer Teil unzerlegt auf die Zellen des Körpers übergeht, so unter-

scheidet Weismann aktives Keimplasma von inaktivem Keimplasma (Nebenkeimplasma), welches letztere für die Fortpflanzung, Knospung und Regeneration aufgespart bleibt und nur unter gewissen Umständen in Aktion tritt. Die Biophoren sind automatisch wirkende kleinste Teilchen lebender Substanz, die sich selbst ein Haus aufbauen und welche sich nach einem durch die Vererbung gegebenen Bauplane ordnen. Woher sie diese wunderbaren Kräfte ableiten und wodurch diese wunderbare Architektur entsteht, bleibt rätselhaft und nach unserer jetzigen Kenntnis der chemisch-physikalischen Vorgänge für uns vollständig unvorstellbar.

In neuerer Zeit hat Weismann den reinen evolutionistischen Charakter seiner Theorie der Ontogonese in der Richtung umgestaltet, dass die in dem Keimplasma enthaltenen Anlagemassen nicht schon mit der ersten Teilung des Eis anfangen sich in immer kleinere Gruppen zu zerlegen, sondern dass vielfach zunächst sämtliche Anlagen in den Zellen zusammenbleiben bis früher oder später ein spezifischer Reiz, auf den sie abgestimmt sind, sie auslöst, sodass also Weismann jetzt der Auslösung eine grössere Rolle zuerteilt wie früher, ohne aber einer reinen Auslösungstheorie zuzustimmen, sodass etwa allen Zellen des Organismus das volle Keimplasma zukäme, deren besondere Eigenschaften nur durch den spezifischen Reiz ausgelöst würde. Selbstverständlich ist, dass diese ganze Theorie der Ontogenese Weismanns rein theoretisch konstruiert ist und dass ihr natürlich jeder objektive Beweis fehlt. Weismann hat diese theoretische Erörterung auch nur aufgestellt, um die Entwickelung des Organismus auf Grund der Vererbung unserer Vorstellung näher zu bringen und einigermassen befriedigend zu lösen. Das Haupträtsel, die Lenkung der Biophoren und ihre Entstehung aus chemischen Bestandteilen bleibt dabei ungelöst.

Im Gegensatz zu Weismann stellt sich O. Hertwig auf den Standpunkt, dass es eine erbungleiche Teilung des Idioplasmas nicht giebt, sondern diese hochorganisierte mit sehr vielen Anlagen begabte Substanz bewahrt seinen Charakter als Träger der Arteigenschaften, so dass alle noch so verschiedenartig differenzierten Zellen eines Organismus unter einander artgleich sind. Nur unter besonderen Bedingungen kommt eine ihrer vielen Anlagen zur Entwickelung, während andere latent bleiben. Ihre in den Protoplasma-Produkten zu Tage tretenden Verschiedenheiten sind nur dadurch hervorgerufen, dass einzelne Zellen von ihren vielen Anlagen bald diese, bald jene mehr ausgebildet haben. O. Hertwig fasst seine Theorie der Entwickelung unter dem Namen Theorie der Biogenesis in folgende Worte zusammen:

„Der Entwickelungsprozess, um verstanden zu werden muss erfasst werden als ein kleines Stückchen des Naturlaufs, das will heissen: Das

Ei entwickelt sich in unmittelbarstem Zusammenhang, in steter Fühlung mit dem Naturganzen unter Benutzung der es umgebenden Aussenwelt. Stoff und Kraft treten beständig in dasselbe ein und aus. Das Ei ist daher kein mechanisches Kunstwerk, dessen Mechanismus nur in Gang gesetzt zu werden braucht, um dann ruhig in der ihm vorgeschriebenen Weise abzulaufen, sondern ein Organismus, dessen Leben auf jeder Stufe der Entwickelung und zu jeder Zeit auf seinen beständigen Verkehr mit der Aussenwelt beruht."

Diese Theorie der Biogenesis soll dazu geeignet sein die Kluft zwischen Evolution und Epigenese zu überbrücken. „Denn, so fügt O. Hertwig hinzu, der Organismus der Eizelle vereinigt auch in unsern Augen in sich die Hauptbedingungen, durch welche der spezifische oder „artgemässe" Verlauf und das Endergebnis in erster Linie bestimmt wird."

Im Gegensatz zu allen diesen Vererbungstheorien, welche die Übertragung rein materiell zu erklären bestrebt sind, sucht mein Bruder, J. Reinke, auf Grund einer unmittelbaren Zusammenfassung der beobachteten Thatsachen die Vererbung als eine dynamische Übertragung von Eigenschaften der Eltern auf das Kind zu deuten. Mein Bruder ist der Ansicht, dass die aus der Keimzelle sich entwickelnden Zellmassen durch besondere Kräftewirkungen in ihre besonderen Formen hineingezwungen werden. Diese Kräftewirkungen formen die Materie der Zellen wie plastischen Thon, sie fügen die Zellen aneinander wie der Maurer die Ziegelsteine eines Hauses. Der Zwang der Vererbung, der da bewirkt, dass die Keimzelle einer Seerose stets wieder zu einer Seerose, die Keimzelle einer Tanne stets wieder zu einer Tanne wird, muss an der Materie der betreffenden Zellen haften, schon deshalb, weil Kräfte ohne ein materielles Substrat nicht denkbar sind. Die Vererbung besteht in der Übertragung von Bewegung. Der Kern der Keimzelle, den mein Bruder ebenfalls als den materiellen Träger der der Vererbung ansieht, ist ein materielles System von spezifischer Konfiguration und spezifischer Bewegung. Da die Bewegung in einem materiellen System abhängig von seiner Konfiguration ist, so muss der Kern der Keimzelle, wenn er sich teilt, mehrere solcher materieller Systeme von der gleichen spezifischen Konfiguration und der gleichen spezifischen Bewegung erzeugen. Treffend vergleicht J. Reinke den Kern der Keimzelle vor und nach der Teilung mit einer Taschenuhr, welche so halbiert wird, dass zwei gehende Uhren daraus entstehen, bei denen alle Teile die halbe Grösse der Teile der ersten Uhr besitzen. Bei der Ergänzung seiner Masse verhält sich der Tochterkern so, als wenn die halbierte Uhr durch Aufnahme von Messing, Stahl u. s. w. allmählich wieder zu einer grossen Uhr heranwüchse, dabei aber fort-

während in Gang bleibe. Dabei ist natürlich die Struktur des Zellkernes an die besondere Beschaffenheit der ihn zusammensetzenden chemischen Verbindungen geknüpft.

Wie man die eigenartige Bewegung eines Uhrwerks z. B. durch Elektrizität auf andere Uhrwerke übertragen kann, so überträgt auch ein Zellkern der Keimzelle seine spezifische Bewegung auf einen anderen aus ihm entstandenen Zellkern und solche kettenförmige Übertragung vom Kern der Keimzelle auf alle durch Teilung aus ihr entstandene Zellen üben einen Zwang aus, der dieselbe in ganz bestimmte Bahnen hineindrängt. Wie durch das Zusammenschütten vieler Buchstaben noch keine Worte entstehen, sondern erst durch die intelligente Thätigkeit des Setzers, und wie durch das Zusammenwerfen von Worten noch keine Sätze und Gedanken sich bilden, sondern erst durch die Intelligenz des Schriftstellers, so arbeitet die Vererbung mit den materiellen Bestandteilen des Kerns der Keimzelle, indem sie sie zu einer spezifischen Struktur und damit zu einer spezifischen Bewegung zwingt. Wie der Impuls der Vererbung auf die materiellen Teile der Zellen einwirkt, bleibt unserer Vorstellung völlig entzogen, wie uns auch die Anschauungen der Einzelheiten fehlen, weil wir bis jetzt über viel zu geringe Mittel zur Vergrösserung des Zellkerns in unseren Mikroskopen verfügen. Daher kommen wit in mancher Beziehung auch noch nicht viel weiter wie Blumenbach, der bekanntlich für die Keime der Organismen einen Gestaltungstrieb — Nisus formativus postulierte.

Es fragt sich nun, was sind dies für Kräfte, deren Wirkung von den Keimzellen aus in der ganzen Bildung und Entwickelung des Körpers zum Ausdruck kommt und zwar gleichviel in seiner äusseren Form wie in seiner inneren Struktur. Nach den ausserordentlichen klaren und interessanten Auseinandersetzungen meines Bruders sind dies Oberkräfte oder „Kräfte zweiter Hand", wie Lotze sie genannt hat, die Energien dirigierende Kräfte, welche man nicht sieht, welche man aber aus ihren Wirkungen erschliesst. Sie erhalten das spezifische morphologische Gleichgewicht in der Vererbung aufrecht. Diese dirigierenden Kräfte der künftigen Entwickelung haften schon am Keim und bewirken so den dynamischen Vorgang der erblichen Übertragung der Eigenschaftn eines jeden Organismus. Diese Oberkräfte hat mein Bruder mit dem sehr bezeichnenden Namen „Dominanten" belegt; um diese dynamische Theorie der Vererbung, welche wesentlich neue Gesichtspunkte eröffnet, zu verstehen, ist es nötig, auf diese Verhältnisse genauer einzugehen, zumal sie, wie mir scheinen will, für das Verständnis der organischen Welt ausserordentlich wichtig zu werden verspricht.

Maschinentheorie und Dominantenlehre.

Die Vorstellungen, welche sich J. Reinke vom Wesen der Organisation gemacht und welche derselbe in seinem Buch die „Welt als That“ niedergelegt hat, laufen im wesentlichen darauf hinaus, dass das Resultat der Organisation von der das Leben abhängt, nicht allein auf energetische Prozesse zurückgeführt werden darf, sondern dass man dazu, wie schon Lotze früher hervorgehoben hat, noch „Kräfte zweiter Hand“ in Betracht zu ziehen hat, welche die Energie in bestimmter Richtung zu wirken zwingen, sodass wir das Wesen der Organisation im Gegensatz zum anorganischen Geschehen, in der Fähigkeit zu gewissen dynamischen Leistungen zu suchen haben, eine Fähigkeit, die an eine bestimmte Struktur oder Konfiguration der materiellen Grundlage geknüpft ist, die man mit einem Schlagwort als „Maschinenstruktur“ bezeichnen kann. Ohne Zweifel ist die Zelle eine Kraftmaschine im weitesten Sinne des Wortes, welche Energie einnimmt und in anderer Form verausgabt, ein chemischer Apparat oder eine Fabrik, welche Substanzen umzuwandeln vermag.

Der Gedanke, dass die Organismen Maschinen und zwar Maschinen ganz besonderer Art seien, ist uralt. In besonders klarer Weise hat ihn in späterer Zeit Descartes durchgeführt. Sogleich aber mag betont werden, dass es sich hierbei immer nur um einen Vergleich handelt, denn thatsächlich bestehen sehr bedeutende Unterschiede zwischen den menschlichen Maschinen und den Organismen, hauptsächlich in der Art ihres Baumaterials, indem im Gegensatz zu den Maschinen, welche in der Regel aus harten Stoffen gebildet, die Organismen hauptsächlich aus weichen, wasserdurchtränkten Substanzen bestehen und harte Teile, wie Knochen, nur dazu dienen, den weichen Teilen des Körpers den nötigen Halt zu geben. Ferner wird die Maschine so aufgebaut, dass nach einem bestimmten Plan jedes einzelne Stück für sich in bestimmter Grösse hergestellt wird und dann diese einzelne Teile zu einem einheitlichen Bau montiert werden. Ganz anders bei Organismen. Hier gestalten sich durch den Vererbungs- und Wachstumsimpuls in bestimmter Richtung geführt, die einzelnen Zellen aus sich selbst heraus zu einem bestimmten Organismus und diese Macht der Selbstbildung überträgt sich in der Fortpflanzung von Generation zu Generation. Also sowohl in seiner Entstehung, als auch in seiner Entwickelung lässt sich ein Organismus nicht mit einer Maschine vergleichen. Man kann also nur sagen, die Organismen sind bis zu einem gewissen Grad Maschinen, nämlich soweit Energiewechsel und mechanische Arbeit in Betracht kommen. Dagegen zeigen die Organismen andere Eigenschaften, wie ihre Fortpflanzungsfähigkeit, ihre Wachstums- und Vererbungsfähigkeit,

die sie weit über alle Maschinen erheben, sie zu Maschinen höherer Ordnung machen. Damit haben wir sogleich im voraus die Grenzen einer zulässigen Maschinentheorie der Organismen gezeichnet.

Die menschlichen Maschinen verrichten mechanische Arbeit, welche entweder dazu dient, die Richtung mechanischer Energie zu ändern (z. B. Hebel oder Schraube) oder eine bestimmte Art Energie in solche von anderer Beschaffenheit zu verwandeln. Beide Verrichtungen können auch in ein und derselben, dann aber komplizierteren Maschine stattfinden. Die von einer Maschine verrichtete Arbeit beruht auf Energiewechsel, d. h. jede Maschine nimmt von aussen Energie ein, speichert sie auf und giebt sie wieder nach gewissen Umwandlungen ab. Ist der Vorrat an Energie von der Maschine verausgabt und erfolgt keine neue Zufuhr von aussen, so steht die Maschine still. Eine mit Energie geladene Maschine befindet sich im labilen, eine solche, welche ihre Energie verausgabt hat, im stabilen Gleichgewicht. Dabei arbeitet jede Maschine mit Energieverlust, sodass niemals das ganze Energiequantum wieder zum Vorschein kommt, da stets ein Teil durch Reibung und Wärmeverlust verloren geht. Auf die Art der Energie, welche die Maschine braucht, kommt es weniger an, so kann dieselbe Maschine durch mechanische, thermische, elektrische oder chemische Energie gespeist werden. Der im Innern der Maschine befindliche Energievorrat braucht nicht sofort verausgabt zu werden, vielmehr kann er durch gewisse Hemmungsvorrichtungen aufgespart werden und andererseits durch Auslösungsvorgänge zur Verausgabung kommen. Dabei ist bemerkenswert, dass sowohl zur Hemmung wie zur Auslösung selbst ungeheurer Energiemengen sehr geringe Kräfte ausreichen. Auch können an den Maschinen Einrichtungen angebracht sein, welche den Gang der Maschinen durch Selbstregulierung von Störungen der Aussenwelt bewahren, so z. B. wird der Einfluss der Temperatur bei den Pendeluhren durch Kompensation beseitigt.

Das Wesentliche an jeder Maschine besteht in ihrer bestimmten Struktur mit einer bestimmten Bewegung. Diese bestimmte Konfiguration ihrer Teile, wodurch z. B. eine Taschenuhr sich von einer Dampfmaschine unterscheidet und wodurch ihre bestimmte Leistung bedingt wird, ist in jede Maschine von ihrem Erbauer hineingelegt. Die Intelligenz derselben aber ist es, welche das Material der Maschine durchgeistigt und es zwingt, ganz bestimmte Arbeiten zu verrichten, welche von den Energien als solchen niemals verrichtet werden könnten. Ohne diese der Maschine immanente Intelligenz, welche transcendent vom Erfinder in dieselbe gelegt ist, lässt sich das Wesen einer solchen Maschine nicht begreifen. Daher ist auch die Energetik allein nicht ausreichend zur Erklärung der Thätigkeit einer Maschine, vielmehr beruhen die dyna-

mischen Vorgänge der Maschinenleistung nicht bloss auf Energien, sondern auch auf intelligenten Kräften, welche die Energien lenken, sie in bestimmte Richtungen zwingen. Da aber Energie und Intelligenz heterogener Natur sind, welche sich zwar zu beeinflussen vermögen, welche aber einen Gegensatz zu einander bilden, so muss man beide Dinge wohl von einander trennen und deshalb hat J. Reinke für diese vom Menschen herstammenden intelligenten Kräfte der Maschinen, welche also auf der Konfiguration der Teile der Maschinen beruhen und welche bei den uns so genau bekannten Maschinen deutlich zu definieren sind, mit einem besonderen Namen als „Dominanten“ bezeichnet. Da diese Dominanten keine Energien sind, so brauchen dieselben auch nicht wie die Energien dem Erhaltungsgesetz unterworfen zu sein. Nun wissen wir, dass die Naturkräfte ohne Ausnahme gesetzmässig walten und dass ausserhalb der Welt der Organismen und der von uns Menschen erbauten Maschinen, die sich selbst überlassenen physikalischen und chemischen Kräfte, also die Energien, allein zur Geltung kommen. Daraus darf aber nicht gefolgert werden, dass in den Maschinen andere Kräfte walten, dass dieselben eine Abweichung von den das All beherrschenden Naturkräften darstellen, vielmehr walten in den Maschinen die gleichen Naturgesetze wie ausserhalb derselben in der anorganischen Welt, nur sind eben in den Maschinen die sonst blind wirkenden Energien durch den intelligenten Willen des sie erbauenden Menschen gebeugt, wodurch sie gezwungen werden, eine bestimmte Arbeit zu verrichten, sodass die in den Energien sich vollziehenden Notwendigkeiten durch einen geistigen Zwang gelenkt werden.

In der zweckmässigen Konfiguration der Teile steckt also das Wesen der Maschine. Da uns nun diese Struktur bei den Maschinen wohl bekannt ist, so können wir hier also auch ganz genau sagen, wie diese Struktur auf die Energien einwirkt, und wie dadurch ihre Eigenschaften einem bestimmten Zweck dienstbar gemacht werden. Nehmen wir eine Taschenuhr als Beispiel: Sie erhält die zu ihrem Gang nötige Energie durch das Zusammendrücken der Stahlfeder, deren Elastizität sich in die Bewegung der Räder und des Getriebes umsetzt. Die Drehung der Räder ist wiederum durch die Intelligenz des Uhrmachers so eingerichtet, dass sie uns die Sekunden, Minuten und Stunden des Tages anzeigt. Das, was nun in der Uhr die Umwandlungen der Energie lenkt, sind die Oberkräfte oder Dominanten, also Abstraktionen, die wir stillschweigend bei jeder Maschine machen, ohne die wir uns eine Maschine überhaupt nicht vorstellen können. Während die Uhr in Gang ist, wird die von aussen in die Feder gelegte Energie allmählich aufgebraucht, bis die Bewegung vollständig sistiert. Die in der Uhr vorhandenen Dominanten dagegen werden nicht verbraucht, sie bedürfen

keines Ersatzes. Sie verschwinden erst, wenn man die Uhr zerstört und zwar gehen sie dann vollständig unter, ohne sich wie die Energien in ein anderes Äquivalent umzuwandeln. Der in den Dominanten zur Geltung kommende Zwang ist ein dynamisches Prinzip, niemals eine Energie und es kann eine Dominante weder je aus Energie entstehen, noch sich in Energie umwandeln. Ohne die Energien sind aber die Dominanten wesenlose Schatten, ohne sie können sie nichts hervorbringen und erschlossen können sie nur werden aus ihren Wirkungen auf die Naturkräfte, welche sich stets unter Berücksichtigungen der unabänderlichen Naturgesetze vollziehen. Ferner ist noch folgendes bemerkenswert. Bei einer zusammengesetzten Maschine, wie es eine Taschenuhr ist, giebt es stets Dominanten verschiedener Ordnung. Jedes Rad dient einem bestimmten Zweck und hat natürlich seine eigene Dominanten, ebenso wiederum die Stunden-, Minuten- und Sekundenzeiger. Die Dominante letzter Ordnung ist das Integral der Differentialdominanten, die Hauptdominante, in der sich der ganze Zweck der betreffenden Maschine zusammenfasst. Man sieht zugleich, dass die Dominantenlehre keine Hypothese ist, sondern eine Umschreibung der Erscheinungen, eine Personifikation der nicht unter den Begriff der Energie fallenden richtenden Kräfte der Maschinen, eine Abstraktion, ein Symbol, das dazu dient, einen prägnanten Ausdruck für die Beschreibung wesentlicher Vorgänge zu haben.

Nachdem wir uns an den in ihrer Struktur bekannten Maschinen das Wesen der Dominanten klar gemacht haben, gehen wir an der Hand der Arbeiten von J. Reinke daran, die Dominanten der Organismen zu definieren. Wir haben bereits gesehen, dass wir erst auf dem Wege der Analogie die Organismen, speziell die Zellen als Maschinen höherer Art ansehen können, die wesentlichen Unterschiede beider haben wir hinreichend hervorgehoben.

Um die Gestalt eines bestimmten Organismus hervorzubringen, bedarf es zahlreicher äusserer und innerer Ursachen oder Bedingungen, die auf energetischer Thätigkeit beruhen. Diese würde an und für sich ziellos sein, da aber die Energien in den Organismen nach einem einheitlichen Plan geregelt sind und zielstrebig geordnet verlaufen, so können es nicht lediglich Kräfte erster Hand sein, welche die Organismen aufbauen, sondern wir müssen auf übergeordnete Agentien schliessen, welche die Energien lenken, welche die von den Energien in den Organismen zu leistende Arbeit bestimmen. Geben wir dies zu, so liegt es sehr nahe, dass auch in den Organismen diese Oberkräfte analog wie in den Maschinen eine eigentümlich chemisch-technische Konfiguration des körperlichen Systems, also Dominanten darstellen. Während wir aber bei den Maschinen die Struktur genau kennen und sehen

können, von welcher die Dominanten abhängen, vermögen wir das bei den Organismen nur zum Teil, weil sie vielfach jenseits der Grenzen des mikroskopisch Sichtbaren liegt. So erkennen wir z. B. die Dominanten, welche die Mechanik des Ellbogengelenks beherrschen ohne weiteres, wie bei einer Maschine, aber ihre in letzter Instanz auf Zellthätigkeit beruhende Entwickelung bleibt uns zum Teil verborgen.

Wenn eine Zelle Kohlenhydrat aufnimmt und bei der Atmung Spannungsenergie in Bewegungsenergie umsetzt, so wird diese Umsetzung der Energie durch bestimmte im Protoplasma befindliche Dominanten geleitet. Wenn die Magendrüsen zu bestimmter Zeit Pepsin und Salzsäure absondern, so geschieht dies unter dem Einfluss von Dominanten. Schon die grosse Sicherheit des Eintretens solcher chemischer Arbeit beweist, dass hierbei die chemischen Energien durch Dominanten geleitet werden. So werden nach J. Reinke alle chemischen Prozesse, welche sich in den Zellen der Organismen abspielen, von Dominanten, die wie bewusste intelligente Chemiker arbeiten, beherrscht, so z. B. die Umbildung von Zucker in Stärke, die Ausfällung der Cellulose, die Synthese des Zuckers aus Kohlensäure und Wasser, die Erzeugung der Alkaloide, des Mohns, der Chinarinde, des Schierlings u. s. w. Auch die Instinkte der Tiere stehen unter ihrer Herrschaft. Wenn die Spinne ihr Netz baut, oder der Vogel sein Nest, so ist diese Thätigkeit zu vergleichen mit den Wachstumsvorgängen der Pflanzen und Tiere. Dies führt uns zu einer zweiten Art von Dominanten, welche neben den chemischen und mechanischen Arbeitsdominanten im Reich der Organismen eine sehr grosse Rolle spielen und welche in unseren Maschinen nicht vorkommen. Es sind dies die Wachstums-, Fortpflanzungs- und Vererbungsdominanten. Diese Dominanten fügen die chemischen Verbindungen zu organisierten Tier- oder Pflanzenkörpern zusammen. Sie zwingen die Keimzellen in bestimmte Formen, welche dem Artcharakter entsprechen. Alle Organe müssen auf solche Gestaltungs- und Erhaltungsdominanten zurückgeführt werden, doch darf man sich nicht vorstellen, dass in der Natur die Arbeits- und Gestaltungsdominanten scharf von einander gesondert sind. Besonders rätselhaft erscheint die Übertragung der Dominanten in der Fortpflanzung der Organismen. Schon in den Keimzellen finden sich die Dominanten der künftigen Gestaltung und hier bei der Fortpflanzung kann sich die Zahl der gleichartig wirkenden Dominanten bis ins Unendliche vermehren, welche aber mit dem Tode spurlos verschwinden, wie die geistigen Fähigkeiten des Menschen, während die Energien, wenn auch in veränderter Form, unvergänglich sind. Die Fortpflanzungsdominanten erscheinen dagegen mehr oder weniger unabhängig von Raumverhältnissen. Denn in den so ausserordentlich kleinen Spermien eines Stiers

oder eines Elefanten ist ohne Zweifel ein Teil der Dominanten vorhanden, welche die Organisation der grossen Körpermassen dieser Tiere bis ins Detail bestimmen. Als Beispiel wie fein derartige Oberkräfte trotz ihrer Kleinheit wirken, lässt sich am besten erkennen an den übereinstimmenden Kurven gewisser Gesichtstypen, z. B. alter Familien wie der Habsburger oder gewisser Rassen, z. B. der Juden, Chinesen u. s. w.

Die Dominanten sind intelligente Kräfte im weitesten Sinne des Wortes. Dass diese Intelligenz eine unbewusste ist, ergiebt sich von selbst. Sie steht im Gegensatz zur materiellen Kraft oder Energie. Wie diese Dominanten auf die Energien einzuwirken vermögen, ist vollständig dunkel, wir haben keine Vorstellung davon wie die kleinste Gestaltungsdominante die Stoffbewegungen zu lenken vermag, gerade so wie wir uns nicht vorzustellen vermögen, wie ein Nerv auf einen Muskel wirkt und ihn zur Kontraktion bringt. Den höchsten Grad von Intelligenz besitzen ohne Zweifel die Dominanten des Gehirns und seiner Zellen, deren Integraldominante sich selbst im Lichte des Bewusstseins zu erkennen vermag und damit den höchsten Gipfel der die Welt des Organischen erfüllenden Intelligenz ausmacht. Selbstverständlich ist auch die Integraldominante des Gehirns, die Vernunft, an die energetischen Vorgänge einer materiellen Konfiguration der Ganglienzellen, welche das Gehirn bilden, gebunden.

J. Reinke hebt dann noch weiter die wichtigen Wechselbeziehungen zwischen der Energie und den Dominanten in dem Organismus hervor. Wie einerseits die Dominanten auf die Energien einwirken, sie beugen und zwingen, so sind andererseits die Dominanten auch wieder von den Energien abhängig, so wie jeder Vorgesetzte von seinen Untergebenen abhängig ist. Im reifen trockenen Samenkorn einer Pflanze schlummern, so führt mein Bruder aus, die Dominanten wie in einer unaufgezogenen Uhr. So wie der Samen in das feuchte Erdreich kommt, also sich mit Wasser sättigt, so wird ein Umsatz von potentieller in kinetische Energie eingeleitet und damit die schlummernden Arbeits- und Gestaltungsdominanten zur Thätigkeit erweckt. Es erzeugen nun im beginnenden Wachstumsprozesse die Dominanten neue Dominanten, welche abhängig sind von den voraufgehenden Dominanten, zugleich aber auch von der im Keim enthaltenen Energie und von den Energien, welche von aussen auf das System wirken. Dabei muss die Reihenfolge der neu entstehenden Dominanten in jedem Individuum der gleichen Art durchaus konstant sein. Die Thätigkeit der Dominanten kann dadurch gehemmt oder gefördert werden, je nachdem man den Zufluss von Energie aufhören oder wieder beginnen lässt. In keinem Fall aber vermögen die Energien allein massgebend zu werden für Gestaltung eines

Organismus. Licht, Wärme, Feuchtigkeit oder Nährstoffe wirken stets unmittelbar auf die Dominanten und vermögen erst mittelbar durch deren Einfluss auf das Baumaterial der Zellen ihre abändernde Wirkung zur Geltung zu bringen. Derartige Wechselwirkungen zwischen den Dominanten und Energien lassen sich in den Anpassungen an die Aussenwelt erkennen. Bekanntlich hängt die Gestalt der Gewächse von der Schwerkraft ab, sodass der Hauptspross in der Richtung des Erdradius senkrecht empor, die Hauptwurzel senkrecht nach abwärts getrieben wird. Hier wirkt die Schwerkraft aber nicht auf die Pflanze wie auf einen fallenden Stein oder Pendel, sondern sie wirkt auf die Dominanten wie ein auslösender Reiz, der die besondere Stellung zur Lotlinie veranlasst. Dabei verhält sich die Dominante der Hauptwurzel der Schwerkraft gegenüber anders als die Dominanten der Seitenwurzeln, auf welche sie nur in abgeschwächter Weise einwirkt, sodass die Seitenwurzeln erster Ordnung schräge abwärts, die Seitenwurzeln höherer Ordnung beliebig nach allen Richtungen wachsen. Schneidet man an einer jungen Pflanze die Spitze der Hauptwurzel weg, so richtet sich die Spitze der nächsten Seitenwurzel senkrecht nach unten, übernimmt also den Geotropismus der Hauptwurzel. Die Dominante der Hauptwurzel geht also auf die Seitenwurzel über. Es ist das eine höchst zweckmässige Selbstregulierung der Dominanten, denn dadurch wird das ganze Wurzelsystem auf den kürzesten Weg in den Erdboden gesenkt und ihm ermöglicht, seine Ernährungsaufgabe zu erfüllen. (Gesetz der teleologischen Mechanik, Pflüger.) Es fühlt gleichsam in der Pflanze jeder Teil, was in dem anderen vorgeht und was ihm not thut und diese sonst so rätselhaften Vorgänge erscheinen dynamisch erklärt, wenn man sie auf die Thätigkeit der Dominanten zurückführt, ohne dass wir zur Einwirkung spezifischer, gestaltbildender Chemosen unsere Zuflucht zu nehmen brauchen, wie das J. Sachs in seiner Stofftheorie gethan hat. Will man aber derartige gestaltbildende Chemosen annehmen, so muss man sich über die Konsequenzen dieser Theorie klar werden. Zu einer normalen Ausbildung der Organe wäre es absolut notwendig, dass die Bewegungen dieser gedachten Stoffteilchen mit fast mathematischer Genauigkeit erfolgten. Wenn z. B., so führt Goebel aus, in der Pflanze einige Moleküle solcher Substanzen, welche die Antherenbildung anregen nur um ein Tausendmillimeter rechts oder links vom Wege abirren oder sich auf ihrer Wanderung in den Vegetationspunkten verspäten oder verfrühen, so müssen mit Notwendigkeit in einem Knospenblatt oder Blumenblatt Antherencharaktere auftreten. Es ist daher kaum vorstellbar, dass diese Stoffe ohne Dominanten den absolut richtigen Weg nehmen können, sodass auch die Hypothese der organbildenden Stoffe die Thätigkeit von Dominanten voraussetzen müsste.

Zum Schluss dieser Darstellung der Dominantenlehre möge noch darauf hingewiesen werden, dass dieselbe freilich ein für uns unlösbares Problem einschliesst, da wir auf eine energetische Definition der Dominanten unbedingt verzichten müssen. Trotzdem wird durch sie der kausale Zusammenhang der energetischen Prozesse in der Lebensthätigkeit, je mehr sie als äusserst verwickelt aufgedeckt werden, uns anschaulicher gemacht. Denn wir können sehr wohl begreifen, dass die einheitliche Regelung und die maschinenmässige Sicherheit so verwickelt physikalisch-chemischer Vorgänge durchaus Kräfte zweiter Hand erfordert, auch wenn wir vorläufig noch gar nicht übersehen können, wie die Energien im Organismus wirken. Auch wäre es nach J. Reinke nicht richtig, wollte man deshalb die Dominanten weil sie als Abstraktionen wesenlose Schatten seien, in den Gedankenbau der Wissenschaft nicht einführen. Wir bedürfen vielmehr derartiger Symbole als Darstellungsmittel der physiologischen Vorgänge. Da wir die Arbeit der Organismen wenigstens in grossen Umrissen kennen, so erscheint auch unsere Kenntnis ausreichend, um schon jetzt die Einführung des Begriffes der Dominanten zur Nothwendigkeit zu machen, anstatt dass es noch erst einer weiteren Vertiefung unseres Wissens bedürfte. Die Wirkung der Dominanten auf die materielle Substanz ist uns freilich unbegreiflich und würde es vielleicht auch sein, wenn wir die Molekel des Zellenleibes so gross wie Schrotkörner sehen könnten. Aber ist denn schliesslich der Druck und Stoss von Massen aufeinander, ist die Gravitation, sind die chemischen Affinitäten für uns begreiflich?

Auf alle Fälle scheint es mir, da die bisherigen rein materiellen Theorien über das Wesen der Organisation unser Causalbedürfnis unbefriedigt lassen, die Dominantenlehre ein höchst interessanter Versuch auf anderem Wege dasselbe unserem Verständnis näher zu bringen. Ob es der richtige Weg ist, muss die Geistesarbeit der Zukunft entscheiden. Auf alle Fälle verdient diese so konsequent durchgeführte neue Lehre von den die Energien lenkenden, intelligenten Kräften die gebührende Beachtung der Biologen, welche durch ihre Annahme nicht nur nicht in ihrer Forschung behindert werden, vielmehr dann erst recht fortfahren werden die äusseren von den inneren Entwickelungsbedingungen zu trennen und letztere so viel wie möglich auf chemische und physikalische Vorgänge zurückzuführen, sodass in der Methode der Naturforschung die Dominantenlehre nicht das allergeringste ändern wird.

Urzeugung.

Das Problem des elternlosen Ursprungs der ersten Organismen, das wir als Urzeugung zu bezeichnen pflegen, ist zweifelsohne das

wichtigste der kausalen Morphologie und seiner Erörterung ist nicht aus dem Wege zu gehen. Zwar ist die einzige richtige Antwort auf die Frage, ob es eine Urzeugung überhaupt gegeben hat, ohne Zweifel die: wir wissen es nicht! Allein dadurch wird das kausale Bedürfnis doch zu wenig befriedigt und es ist für uns eine Notwendigkeit die Gründe für und wider zu erwägen. Da der Ursprung der ersten Organismen nicht beobachtet wurde und in der Gegenwart erfahrungsgemäss alle Organismen nur durch Fortpflanzung entstehen, da der Satz Omne vivum ex vivo sowohl für die höchsten wie die niedrigsten Organismen gilt, so ist uns das Problem der exakten Wissenschaft an und für sich absolut verschlossen. Wollen wir es doch auf dem Wege der Hypothese zu lösen versuchen, so müssen wir sofort hinzufügen, dass dabei von einem exakten Wissen keine Rede sein kann. Jenseits des Wissens liegt der Glaube und das Dogma, ganz gleich ob es sich dabei um einen christlichen Dogmatiker handelt, der mit Sicherheit die Organismen aus der Hand des Schöpfers hervorgehen lässt, oder um einen materialistischen Dogmatiker, der mit eben solcher Sicherheit predigt, dass die Lebewesen sich aus anorganischem Material von selbst entwickelt haben.

Schon Empedokles dachte sich die erste Entstehung der Geschöpfe so, dass wie eine Maschine durch Montierung aus den vorgebildeten Teilen entsteht, von einem Tier erst viele einzelne Teile sich bilden, von denen sich allein die zweckmässigsten durch Fortpflanzung erhielten, während die unzweckmässigen zu Grunde gingen.

Aehnlich, nur verfeinert denkt Roux sich die Entstehung der ersten Organismen durch allmähliche Züchtung der uns bekannten Zelleigenschaften, wie selbstthätige Assimilation, selbstthätige Bewegung, selbstthätige Erhaltung, selbstthätige Teilung u. s. w. Dabei führt Roux des weiteren aus, dass schon bei der Entstehung der allereinfachsten selbstthätig wirkenden organischen Bildungen Regulationsmechanismen gezüchtet werden müssen, welche im Gegensatz zum Anorganischen die Erhaltung dieses einfachsten Organismus, welcher z. B. selbstthätig assimiliert, bewirken. Derartige Regulationsmechanismen können aber nur auf einer für uns unsichtbaren Struktur beruhen, an die demnach schon das erste Lebewesen gebunden war, indem sich die chemischen Prozesse sekundär abspielten. Eine derartige Struktur würde, soweit ich sehe, sich mit dem von meinem Bruder eingeführten Begriff der Dominanten decken, sodass wir also es auch so ausdrücken können, zum einfachsten Lebewesen reichen die Energien nicht ans, es gehören dazu Oberkräfte, Dominanten. Roux vergleicht das Leben mit einer Flamme. Auch diese hat eine bestimmte Form, sie assimiliert verbrennbare Stoffe und giebt sie nach der Verbrennung wieder in anderer Form ab.

Nun ist aber wohl zu bedenken, dass dort, wo die Flamme ohne Regulation in der Natur vorkommt, sie eben alles in wilder Formlosigkeit verzehrt was sie Verbrennbares vorfindet, um nach Verbrauch des verbrennbaren Materials zu erlöschen. Soll sie erhalten bleiben, soll sie eine bestimmte Form bewahren, so gehört dazu ein Regulationsmechanismus, ein Brenner, sei es auch nur in der Gestalt eines einfachen Dochtes. Ein solcher Brenner selbst in seiner einfachsten Gestalt ist ein maschineller Apparat, der nur von der menschlichen Intelligenz hergestellt wird und stellt nach der Auffassung meines Bruders eine Dominante, eine Oberkraft dar, welche die betreffenden Energien leitet, reguliert. Wie aber ein diesem Gleichnis ähnlicher Regulationsmechanismus aus dem Wirken der Energien sich bilden konnte, das bleibt für uns unverständlich und deshalb betont Roux auch mit Recht, dass eine solche Züchtung der einzelnen Zelleigenschaften mit den betreffenden Regulationsmechanismen, wie er sie annimmt, für uns zunächst vollständig unvorstellbar sei.

Mein Bruder hat sich die Mühe gemacht, alle die Schwierigkeiten, welche sich der Vorstellung einer solchen Urzeugung entgegen stellen, in klarer Weise zu beleuchten. Er führt etwa folgendes aus, was deswegen besonders beachtenswert erscheint, da mein Bruder auf chemischem Gebiet wohl bewandert ist:

Nehmen wir an, dass zunächst einzelne Zellen durch Urzeugung entstanden sind und dass sich allmählich aus diesen die Kette der Generationen bis zu den höheren Formen der Organismen entwickelt haben, so gilt es also die Beantwortung der Frage: Ist es denkbar, dass eine Zelle in einer vergangenen Zeitepoche unserer Erde von selbst durch Urzeugung, durch generatio spontanea aus organischem Material entstand?

Wir müssen uns zunächst erinnern, dass selbst die niedersten Organismen aus einer Schar organischer Verbindungen, Eiweisskörpern, Kohlehydraten, Fetten, Lecithin, Cholesterin u. s. w. zusammengesetzt sind.

In der Gegenwart werden aber diese Stoffe entweder nur in lebenden Organismen (Zellen) erzeugt oder durch die intelligente Thätigkeit der Chemiker in unseren Laboratorien. In der Urzeugung müssen aber diese Stoffe notwendig vorher entstanden und vorhanden sein, um einen einfachen Organismus eine Urzelle aufbauen zu können. Also die Frage spitzt sich zunächst darauf zu: woher stammt das organische Baumaterial?

Hier sei gleich bemerkt, dass zwischen den beiden Aufgaben, die Erzeugung des organischen Baumaterials aus anorganischen Verbindungen und der Bildung des ersten einfachen Organisimus ein sehr grosser Unterschied besteht, der sich schon darin ausdrückt, dass wir das Bau-

material teilweise wenigstens künstlich in unserem Laboratorium erzeugen können, einen Organismus aber nicht.

Eiweiss und Kohlehydrat bestehen, abgesehen von den Phosphorprodukten, aus Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff und Schwefel. An der Oberfläche des glutflüssigen Erdballs waren diese Elemente zweifellos dissoziiert, d. h. unverbunden und erst bei einer gewissen Abkühlung traten Verbindungen ein, z. B. mit dem Sauerstoff, d. h. es mussten sofort alle diejenigen Elemente verbrennen, die überhaupt oxydierbare waren, wobei auch keine niedrigen Oxydationsstufen, wie Kohlenoxyd oder salpetrige Säure Bestand haben konnten, da sie bei einer noch einigermassen hohen Temperatur zu Kohlensäure und Salpetersäure hätten verbrennen müssen. Nach der Temperaturerniedrigung des Erdballs blieb ein Rest atmosphärischen Sauerstoffs übrig in Ermangelung von oxydablen Substanzen. Der Stickstoff blieb wahrscheinlich als Ganzes unverbunden. Später, wenn eine Stufe der Abkühlung erreicht war, bei der keine Verbrennung mehr stattfand, war das verbrennliche Material aufgezehrt.

Daher können Eiweiss und Kohlehydrate, von denen das erstere im wasserdurchtränkten Zustand erst unterhalb 70 Grad ohne Veränderung bestehen kann, nur durch chemische Synthese sich aus den dissocierten Elementen gebildet haben.

Da die Eigenschaften der Materie und der Energien unveränderlich sind, so müssen die Eigenschaften der Elemente und ihrer Verbindungen damals die gleichen wie jetzt gewesen sein.

Zu synthetischer Bildung der Eiweissstoffe mussten Kohlensäure, Salpetersäure und Schwefelsäure zunächst reduziert, d. h. sauerstoffärmer gemacht werden. Dieser Prozess der Reduktion geht nun täglich in den Pflanzen vor sich. Ausser in diesen Organismen aber gelingt es nur noch der menschlichen Intelligenz dadurch, dass wir Stoffe auf diese Verbindungen einwirken lassen, die eine grössere Verwandtschaft zum Sauerstoff haben als der Kohlenstoff, der Stickstoff und der Schwefel. Solche Stoffe konnten aber in der durch Abkühlung entstandenen Erdrinde nicht vorkommen ohne längst durch Sauerstoff gesättigt zu sein.

Das Vorkommen reduzierender Substanzen in jener Erdperiode ist deswegen ausgeschlossen, weil bei fortschreitender Abkühlung und mit dem Zusammentritt der Elemente zu Verbindungen ein Ausgleich der Spannung der chemischen Energie eintrat, ähnlich dem Zustand der heutigen anorganischen Bestandteile der Oberfläche; damit war die Intensität der vorhandenen Energie an verschiedenen Stellen die gleiche und es fiel die Vorbedingung des Vorkommens reduzierender Substanzen, in denen der Satz der Energetik, jede Energieform hat das Bestreben von Stellen höherer Intensität oder Spannung auf solche niedriger

Intensität oder Spannung überzugehen aber nicht umgekehrt, zur Geltung kommt.

Nehmen wir aber einmal an, jene Verbindungen wären auf eine uns unvorstellbare chemische Weise reduziert, so wäre jetzt die Aufgabe zu lösen, aus jenen reduzierten Stoffen Kohlenhydrate und Eiweiss synthetisch zusammenzusetzen. Wenn auch künstliche Herstellung von Eiweiss noch nicht geglückt ist, so ist sie in der Theorie doch ohne weiteres zuzugeben. Bei derartigen Synthesen kommt es auf ganz bestimmt gerichtete Bewegungen an und die Entstehung von Zucker oder Eiweiss aus seinen Bestandteilen ist ein höchst komplizierter Vorgang, sodass es ganz ausgeschlossen erscheint, dass aus den beliebig zusammengeschüttelten Molekulen, den durch Reduktion entstandenen Atomgruppen, Eiweiss oder Kohlenhydrat gebildet würde. Diese Entstehung würde einem Zufall von einem solchen Grade der Unwahrscheinlichkeit zugeschrieben werden müssen dass er der Unmöglichkeit nahe kommt, da so viel zielstrebige Richtungen der Bewegungen dazu nötig sind und man in der leblosen Natur keine Kräfte kennt, die als ordnende Impulse auf das Zustandekommen labiler, d. h. verbrennlicher Kohlenstoffverbindungen hinweisen.

Nehmen wir an, der Zufall habe trotz alledem diese Aufgabe gelöst, so wird es nicht uninteressant sein, zu untersuchen, mit welchen Chancen der Wahrscheinlichkeit er dabei operierte.

Die Unwahrscheinlichkeit, mit einem Würfel ein Auge zu werfen, ist bekanntlich 5. Die Unwahrscheinlichkeit, mit zwei Würfeln zwei Augen zu werfen, ist 35. Die Unwahrscheinlichkeit, mit acht Würfeln acht Augen zu werfen, ist bereits grösser als $1^1/_2$ Millionen; die Unwahrscheinlichkeit, mit dreissig Würfeln dreissig Augen zu werfen, grösser als 200000 Trillionen. Sicher wird man die Wahrscheinlichkeit nicht gross achten, dass in dem Wirrwar der anorganischen Stoffe der Zufall eine Bewegungsrichtuug erzeugte, die auf die Synthese von Eiweiss hinzielte, allein eine solche Richtung nützte wenig, wenn sie nicht mit anderen günstigen Richtungen zeitlich uud örtlich zusammentraf, so dass jedenfalls eine erstaunlich hohe Zahl herauskommen würde, wenn man in der Lage wäre, die einzelnen Fälle, in denen der Zufall gewirkt haben musste, festzustellen. Dass Eiweiss und Kohlehydrat durch Zufall aus den anorganischen, an der Erdoberfläche vorhanden gewesenen Verbindungen entstehen konnte, ist also eine ungeheure Unwahrscheinlichkeit. Wenn es dem Zufall schier unmöglich sein dürfte, mit 30 Würfeln 30 Augen zu werfen, so führt Krönig bei Aufstellung dieses Beispiels der Würfelwahrscheinlichkeit aus, so ist es im Gegensatz dazu der Intelligenz ein leichtes durch Drehen der Würfel die 30

Augen nach oben zu legen. Ein vortreffliches Gleichnis, um die Leistungsfähigkeit der Intelligenz gegenüber dem Zufall zu veranschaulichen.

Wenn wir aber die Annahme machen, so sagt mein Bruder, dass sich wie im Märchen, Eiweiss und all die übrigen für den Aufbau des Protoplasmas erforderlichen Kohlenstoffverbindungen wie „von selbst“ gebildet hätten, so kommt erst die Schwierigkeit, dass aus diesen Baustoffen ein lebendiger Organismus in Gestalt einer Zelle entstanden ist, die Maschienenarbeit zu verrichten hat, die selbstthätig assimilieren kann, selbstthätig sich bewegt, selbstthätig sich differenziert und sich fortpflanzt. Diese Ausgabe ist offenbar die weit schwierigere. Das Leben des ersten Organismus musste zunächst darin bestehen, Energie auszugeben. Um diese Aufgabe zu decken, musste er sich auf das Geschwindeste die überaus merkwürdige Fähigkeit aneignen, die strahlende Energie der Sonne in chemische Energie, d. h. in erneuten Vorrat von verbrennlichen Kohlenstoffverbindungen umzusetzen, welche als Brennmaterial ihre Atmung deckten und so musste unter allen Umständen mit und in dem ersten Organismus ein Apparat zur Umwandlung von strahlender und chemischer Energie entstehen, der äusseren Einwirkungen gegenüber sich reizbar erwies und sich durch Teilung vermehren konnte. Diesen hierzu erforderlichen, wunderbar zielstrebigen und zweckmässigen Richtungen der Energien musste eine ganze Schar harmonischer Richtungen vorausgehen. Für welche Leistung bleibt der Hypothese der spontanen Urzeugung aber nun der Zufall als Ursache übrig! Früher, als man das Protoplasma, die lebende Substanz der Zelle für einen strukturlosen Eiweissklumpen hielt, erschien so etwas noch eher denkbar, heute wissen wir, dass mit künstlicher Herstellung organischer Verbindungen, wie z. B. Wöhlers Synthese des Harnstoffs aus anorganischem Material, die künstliche Herstellung eines Organismus nicht ermöglicht ist. Bei der Kompliziertheit des einfachsten Organismus und der Thatsache, dass sie unter allen Umständen eine arbeitende Maschine ist, erscheint die generatio spontanea ausgeschlossen. Eine Erkenntnis, die eine Katastrophe des bis jetzt allmächtigen Dogmas des wissenschaftlichen Materialismus herbeigeführt hat. Hierüber muss sich meiner Meinung gerade der angehende Mediziner vollständig klar werden. Was aber, so wird man mit Recht fragen, dürfen wir an die Stelle der unhaltbaren spontanen Urzeugung setzen, da unser Kausalbedürfnis doch eine letzte Ursache der Entstehung des lebendigen Organismus fordert? Soweit ich sehe wird nichts weiter übrigbleiben als die Annahme intelligenter Kräfte, wie wir sie in den Arbeitsdominanten der Pflanzen und Tiere bereits näher kennen gelernt haben, als eine Urzeugung durch Intelligenz, die man, wenn man will, in ihrer Abstraktion als kosmische Vernunft zusammenfassen kann. Diese Wirkungsweise dieser

Intelligenz ist für uns an und für sich ein unbegreifliches Problem. Man hat sich dabei nicht die Sache so vorzustellen, als ob diese kosmische Intelligenz bei der Bildung des ersten Organismus, die darin bestand, zwecklose chemische Materie in zweckmässig arbeitende umzuwandeln, dabei die Naturgesetze durchbrach. Im Gegenteil sie arbeitete mit den Naturkräften und richtete diese wie ein intelligenter Chemiker thut, wenn er eine Synthese ausführt, ein intelligenter Konstrukteur, wenn er eine Maschine erbaut.

Es ist für den Biologen unmöglich ohne intelligente Kräfte auszukommen, deren Ursprung er allerdings nicht kennt. Er muss sich aber mit der Annahme einer ordnenden kosmischen Intelligenz abzufinden wissen, ähnlich wie der Chemiker sich mit den Affinitäten abfinden muss, deren Ursprung er ebenfalls nicht kennt.

Es gilt auch von der Urzeugung das Wort des bekannten Leipziger Chemikers W. Ostwald: „Erscheint es als ein vergebliches, bei jedem einzelnen ernsthaften Versuche schliesslich gescheitertes Unternehmen, die bekannten physikalischen Erscheinungen mechanisch zu deuten, so ist der Schluss unabweisbar, dass dies um so weniger bei den unvergleichlich viel verwickelteren Erscheinungen des organischen Lebens gelingen kann. Die gleichen prinzipiellen Widersprüche machen sich auch hier geltend und die Behauptung, alle Naturerscheinungen liessen sich in erster Linie auf mechanische zurückführen, darf nicht einmal als eine brauchbare Arbeitshypothese bezeichnet werden; sie ist ein blosser Irrtum“.

Grundprinzipien der Entwickelung.

Die rein formalen Erscheinungen der Entwickelung, welche auf ungleichem Flächenwachstum, Einstülpung und Ausstülpung des Keimepithels, Verschmelzung und Trennung desselben, Ausbildung der Keimblätter u. s. w. beruhen, fallen nicht in den Rahmen unserer Darstellung.

Dagegen ist es für das Verständnis der allgemeinen Anatomie unumgänglich, sich mit den grundlegenden, überaus wichtigen Prinzipien bekannt zu machen, welche W. Roux als „Entwickelungsmechanik“ bezeichnet hat. Ich werde die Arbeiten dieses Forschers meiner Darstellung zu Grunde legen, weil sie offenbar weit schärfer wie die anderer Arbeiter auf demselben Gebiete durchdacht und durch eine bewundernswerte naturwissenschaftliche Intuition ausgezeichnet sind, wenn auch nicht geleugnet werden kann, dass sie zunächst bei der Lektüre einige Schwierigkeiten machen, deren Überwindung sich aber höchst lohnend zeigt.

Unter Entwickelung versteht W. Roux das Entstehen von wahrnehmbarer Mannigfaltigkeit, ein Begriff, der von diesem Autor weiter zerlegt wird in die wirkliche Produktion von Mannigfaltigkeit und in die blosse Umbildung von nicht wahrnehmbarer Mannigfaltigkeit. Diese beiden Arten der Entwickelung erinnern an die alten Gegensätze von Epigenesis und Evolution. Nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse würden wir unter Epigenesis die wirkliche Vermehrung von bestehenden Verschiedenheiten, also die Neubildung von Mannigfaltigkeit verstehen, während Evolution das blosse Wahrnehmbarwerden präexistierender latenter Verschiedenheiten bedeuten würde. Es ist danach nur die Entwickelung des organischen Keimes Epigenesis, Evolution oder eine Verbindung beider. W. Roux macht darauf aufmerksam, dass in der anorganischen Natur beide Arten der Entwickelung zumeist miteinander verbunden vorkommen.

So sind Berge und Thäler keineswegs als rein neugebildete Mannigfaltigkeiten unserer Erdoberfläche anzusehen, denn die ersten Anlagen von Bergen und Thälern, welche bei dem Erstarren der Erdrinde durch das weitere Abkühlen des Erdinnern als Sprünge und Einstülpungen entstanden sind, konnten doch nur entstehen an Stellen des geringsten Widerstandes, welche von den Ungleichheiten in der Zusammensetzung der Erde zur Zeit der Erstarrung abhängig waren.

Hieraus darf aber nicht geschlossen werden, dass alle Mannigfaltigkeit in letzter Instanz bloss Metamorphose schon vorhandener Verschiedenheiten, also Evolution sei, vielmehr kommt sichere wirkliche Neuerzeugung unzählbarer Verschiedenheiten aus wenigen einfachen Bedingungen vor, also reine Epigenesis. Um dies zu demonstrieren, brauchen wir nach Roux nur einen Tropfen farbiger Flüssigkeit in ein Glas ruhenden Wassers fallen zu lassen. Wenn wir also die Umwandlung verborgener Mannigfaltigkeit, also die Evolution, objektiv analysieren, so ergiebt sich nach Roux, dass das Wahrnehmbarwerden zunächst auf einfacherem Grösserwerden beruhen kann, wie z. B. bei der Krystallbildung. Ein so gleichmässiges Wachstum nach allen Richtungen kommt im organischen Geschehen nicht vor. Zweitens kann die verborgene Mannigfaltigkeit wahrnehmbar werden ohne Wachstumsansammlungen, einfach dadurch, dass sie für unser Auge durch eine Veränderung ihrer Natur erkennbar wird. Dies findet z. B. statt bei der Entwickelung einer photographischen Platte. Drittens kann die Wahrnehmbarkeit durch einfache Vergrösserung kombiniert mit Sichtbarwerden der vorher nicht erkennbaren Differenzierungen durch Metamorphose vorkommen. Als Beispiel führt Roux die Darstellung der Schwingungen einer Stimmgabel durch Reflexion eines Flammenbildes

vermittels des rotierenden Spiegels an, wobei das vergrösserte Bild der Schwingungen in der Rotationsrichtung auseinander gezogen wird. Diese Deformation des Bildes kann mit der Gesamtvergrösserung verbunden sein. Dies kann bei der embryonalen Entwickelung vorkommen, wenn z. B. ein Komplex, dessen Teile ungleiches Wachstumsvermögen besitzen, in die Lage versetzt wird, diese Ungleichheit zu zeigen. Hierbei werden die Teile mit Notwendigkeit ihre relative Lage zueinander ändern müssen, und so wird eine Mannigfaltigkeit äusserer Form aus ursprünglich einfachster Gestalt des Ganzen hervorgehen. So könnte vielleicht nach Roux die Metastruktur der organisierten Gebilde, die wir früher besprochen haben, welche in einer fortwährend neu erzeugten typischen Anordnung der Moleküle besteht, durch Metamorphose dieser Anordnung ins Grosse sich umbilden.

Aber auch Evolution und Epigenesis sind oft untrennbar mit einander verbunden. An einer eingeworfenen Fensterscheibe stellen die radiären und die konzentrischen Sprünge in den Linien stärkster Kraftwirkung die neu produzierte Mannigfaltigkeit (Epigenesis) vor, während die Reliefunterschiede der Sprungflächen die präexistierenden Ungleichheiten demonstrieren (Evolution).

Wir unterscheiden daher nach Roux drei Typen der Entwickelung: Neubildung von Mannigfaltigkeit, Metamorphose und die Verknüpfung beider Typen, deren zusammenwirkende Mechanik die Vorgänge der organischen Entwickelung beherrschen.

Falls viele Teile des Eies sich rein aus den eigenen, in ihnen liegenden Kräften differenzieren, so ist es möglich, dass das Ei schon aus verschiedenen Teilen zusammengesetzt sein muss, sodass die Entwickelung wesentlich also Metamorphose von Mannigfaltigkeit, also Evolution wäre (trotz rein formal betrachtet der Vorgang der Epigenesis zuzurechnen wäre).

Das Ei braucht aber nur aus wenigen verschiedenen Teilen zu bestehen, wenn die Entwickelung wesentlich durch Wechselwirkung vieler oder aller Teile vor sich geht. In diesem Fall ist die Entwickelung Produktion von Mannigfaltigkeit, also Epigenesis. Endlich können aber Selbstdifferenzierung und abhängige Differenzierung der Teile, und damit Evolution und Epigenesis, wie in der anorganischen Welt mannigfaltig kombiniert wirken. In diesem Fall der gemischten Differenzierung wird es besonders schwierig sein, die Anteile jedes der beiden Prinzipien richtig von einander zu sondern.

Die individuelle Entwickelung gehört nicht zu den wesentlichen Eigenschaften der organisierten lebenden Substanz, sodass sie etwa die notwendige Folge des Lebensprozesses an sich wäre, denn es giebt niederste organische Wesen, die keine individuelle Entwickelung durch-

machen, sondern einfach durch Teilung selbständig werden. Vielmehr ist die individuelle Entwickelung erst später zum geheimnisvollen Vorgang des Lebens neu hinzugekommen. Daher ist es im Prinzip nicht nötig, dass wir erst das Rätsel des Lebens zu lösen haben, ehe wir die Mechanismen der Entwickelungsvorgänge begreifen können. Der Schlüssel der kausalen Erkenntnis der embryonalen Entwickelung liegt aber nach W. Roux in der Frage: Beruht die Entwickelung des befruchteten Eies und seiner Teile auf Selbstdifferenzierung oder handelt es sich dabei um Wechselwirkungen mit der Umgebung, eventuell worin besteht im Einzelnen die Wirkung dieser beiden Entwickelungsarten.

Dabei versteht Roux unter Selbstdifferenzierung eines Systems, dass die an ihnen sich abspielenden Veränderungen ihrer spezifischen Natur nach nur durch die Energie des Systems selber bestimmt werden, da ja streng genommen nach dem Beharrungsgesetz eine Selbstdifferenzierung eines Körpers ohne äussere Einwirkung nicht möglich ist. Das Gegenteil der Selbstdifferenzierung, also die Differenzierung durch äussere Einwirkung, wobei die spezifische Natur der Veränderung durch die zugeführte Energie bestimmt wird bezeichnet Roux als korrelative, oder abhängige Differenzierung. Es handelt sich also bei diesen Definitionen nur darum den Sitz derjenigen Veränderungsursache des Systems zu bestimmen, welche die spezifische Natur der Veränderung bestimmen. Es handelt sich dabei im wesentlichen um die Gewinnung der Topographie der zusammenwirkenden Differenzierungsursachen für jeden einzelnen Entwickelungvorgang, die man dann mit der Topographie des Differenzierungsproduktes zu vergleichen haben würde.

Dabei mag gleich im voraus bemerkt werden, dass nach den Untersuchungen von W. Roux, thatsächlich bei der Entwickelung des befruchteten Eies die typisch gestaltenden Kräfte bloss im befruchteten Ei selbst zu suchen sind, dass es sich also um Selbstdifferenzierung handelt und dass die regelmässig auf das Ei bei der Entwickelung einwirkenden äusseren Energien wie Schwerkraft, Erdmagnetismus, Licht und Wärme für den normalen typischen Ablauf der Entwickelung nicht notwendig sind, dagegen sind Licht und Wärme für die Entwickelung überhaupt nötige Vorbedingungen zur Bethätigung der im Ei liegenden Kräfte, wie auch die Schwerkraft auf die Entwickelung einen allerdings nur geringen Einfluss auszuüben vermag.

Bedeutung des Furchungsprozesses.

Nach der Befruchtung teilt sich bekanntlich das Ei wie eine gewöhnliche Zelle, in zwei Zellen, welche sich ihrerseits wieder fortgesetzt teilen bis wir eine kugelige Anhäufung von Zellen haben, dieser gewöhnlich

als Furchung bezeichnete Zellteilungsprozess besitzt in seinem Anfangsstadium, wie W. Roux nachgewiesen hat, für die drei Hauptrichtungen des Embryo insofern eine fundamentale Bedeutung, als durch sie diese drei Hauptrichtungen bestimmt werden. Unter normalen Verhältnissen stehen die drei ersten Furchen des Eies in festen, typischen Richtungsbeziehungen zu den drei Hauptebenen des Embryos, und zwar so, dass die erste, senkrecht stehende Teilungsebene der Medianebene des späteren Körpers entspricht, die zweite, horizontale Teilungsebene den Embryo, kopf- und schwanzwärts scheidet, während endlich die dritte wieder senkrecht stehende Teilungsebene den Körper in eine vordere und hintere Hälfte zerlegen würde. Dies gilt wenigstens normalerweise für das Frosch- und das Ascidienei. Doch kommen Anachronismen in der Entstehung der Furchen vor, welche sogar künstlich, durch Zwangslage, hervorgerufen werden können, so kann die normalerweise kopf- und schwanzwärts scheidende Furche als erste und die normale erste, der Medianebene entsprechende Teilungsebene als zweite entstehen. Das Wesentliche und Bleibende ist aber, dass eine dieser Furchen die Medianebene darstellt, eine dorsal- und ventral-, eine andere kopf- und schwanzwärts scheidet.

Zum Beweis dieser Thatsachen benutzte W. Roux das Froschei welches er mit seiner Gallerthülle so fixierte, dass es möglich war die Entwickelungsvorgänge auf ein festes System von Richtungen zu beziehen. Da aber das Ei nicht an der dasselbe einschliessenden Gallerthülle befestigt ist, sondern innerhalb derselben in einer mit Flüssigkeit erfüllten Höhle schwimmt, welche sich zugleich mit der Zunahme der Durchmesser des Eies vergrössert, so erzeugt schon eine geringe Dehnung oder Kompression der Gallerthülle Fehler. Auch die vollkommene Ruhigstellung der Eier machte Schwierigkeiten und hinderte die Fixierung der Gallerthülle. Sie gelang allerdings unter Schwierigkeiten durch zwei vollkommen regulär unter sich und dem Ei angeordneten Nadeln, welche unter einem Winkel von 45 Grad zum Boden der mit Wachs ausgegossenen Glasschalen in den unteren Teil der Gallerthülle gestossen waren. Bessere Resultate erhielt Roux als er sich die Eier am Boden des Gefässes ohne Wachsausguss und ohne Nadeln einfach selbst festkleben liess und nach Vermeidung aller Fehlerquellen die Notierung der Richtungen einfach auf einem Blatt Papier, welches seitlich aussen auf dem Boden der Glasschale aufgeklebt war, skizzierte. Von 15 Eiern fielen bei 13 die Richtungen der ersten Furchungsebene und der Medianebene des Embryo vollkommen oder fast vollkommen zusammen. So gelang es nach langem Kampf mit den Fehlerquellen das Gesetz aufzustellen: Mit der Ebene der ersten Furchung wird unter normalen Verhältnissen beim Froschei zugleich auch die künftige Median-

ebene des Individuums bestimmt und zwar fallen beide zusammen. Die erste Furchung teilt also das Eimaterial in zwei gleiche Hälften, so dass sie also das Eimaterial in die den beiden späteren Körperhälften entsprechende Teile zerfällt. Weiter legte sich Roux die Frage vor, ob die Entscheidung darüber, welches Ende der Medianebene, resp. der ersten Furchungsebene den Kopf, welches den Schwanzteil liefern soll, auch schon in den Anfangsstadien der Furchung getroffen wird. Die Beantwortung gelang an Eiern von Rana esculenta, bei denen die Furchung für diese Zwecke besonders günstig verläuft. Die erste Furchungsebene geht auch hier konstant durch den Mittelpunkt des Eies und steht senkrecht. Die zweite Furchung erfolgt wie gewöhnlich rechtwinkelig zur ersten liegt aber excentrisch und schneidet somit nur einen Kugelabschnitt ab, sodass ohne weiteres diese beiden Teile an ihrer ungleichen Grösse unterscheidbar sind. Da das Medullarrohr auf der Unterseite zur Anlage kommt und erst nachträglich durch Drehung um eine wagerechte transversale Achse um etwa 170 Grad nach oben gelangt, so ergab sich, dass der grössere Kugelabschnitt der hinteren Körperhälfte, der kleinere der vorderen Hälfte entsprach. Damit sind alle Hauptrichtungen des Embryo schon zur Zeit der Bildung der zweiten Furche normiert, sodass also die normale Entwickelung von Anfang an in diesen Beziehungen an ein festes System von Richtungen geknüpft ist.

Bei Eiern mit bestimmt angeordnetem Nahrungsdotter ist bekanntlich schon eine Richtung des Embryo durch die Lagerungsbeziehung des Nahrungsdotters zum Bildungsdotter gegeben, welche beim Huhn der dorsiventralen Richtung entspricht, während beim Frosch die Eiachse des befruchteten Eies bei normaler Einstellung des Eies in ihrer Richtung vom schwarzen zum weissen Pol der dorsiventralen Richtung des sichtbaren Embryo entspricht.

Ferner ist bei manchen Eiern eine Richtung durch die vorhandene Längsachse des Eies gegeben. Bei Rana esculenta wird schon zur Zeit der Bildung der ersten Furche am Ei durch schiefe Einstellung der Eiachse, wodurch ein Teil des weissen Pols auf die obere Hemisphäre in Gestalt eines halbmondförmigen Saums verlegt ist, entschieden, was dorsal und ventral wird, denn die dorsale Seite des Embryo entspricht stets der dieses weissen Saums. Die Ursache der schon am unbefruchteten Froschei gegebenen ventridorsalen Richtung liegt in der bipolaren Anordnung des Keimplasmas und des Nahrungsdotters. Durch diese eine Bildungsachse nämlich, die ventridorsal gegeben ist, lassen sich unendlich viele Ebenen als künftige Medianebenen des Embryo legen. Ist die eine von diesen bestimmt, so fragt es sich noch, an welchen von beiden Teilen das Ventral oder Dorsal entsteht. Unter

normalen Verhältnissen bei der schiefen Einstellung der Eiachse von R. escul. ist das Dorsal durch den hellen Saum der oberen sichtbaren Eihälfte gegeben und dieser Saum wird durch die der Medianebene des Embryo entsprechenden Furche symmetrisch geteilt, sodass eine qualitative Verschiedenheit mit dem Dorsal die Medianebene zu bestimmen scheint. Es kommt nun darauf an, wann diese Verschiedenheit im Ei selber auftritt. Da nämlich das unbefruchtete Ei von R. esculenta sich mit seiner Achse ebenfalls schief einstellt und diese Einstellung identisch wäre mit der zur Zeit der ersten Furchung, so würde schon im unbefruchteten Ei die Lagerung des künftigen Embryo ihren Hauptrichtungen nach vollkommen gegeben sein und der Einfluss der Spermie würde ein durchaus untergeordneter sein. Anders wenn der Spermakern durch die Richtung seiner Kopulation mit dem Eikern, die noch fehlende eine Richtung zur Fixierung der Medianebene und eventuell das Dorsal und Ventral bestimmte. Zunächst machte Roux bei seinen weiteren hierauf gerichteten Experimenten die Beobachtung, dass schon vor der ersten Berührung zwischen Samenkörper und Ei Substanzumordnung in diesem stattfinden, sodass die Spermie schon eine gestaltende Wirkung auf das Ei ausübt, bevor noch die Kopulation der Kerne stattgefunden hat. Ferner kam Roux zu dem Resultat, dass die vor der Befruchtung bestehende Neigung der Eiachse in der Regel nach der Befruchtung nicht erhalten bleibt, sodass sich diejenige schiefe Einstellung des Eies von R. esculenta, welche für die Lage der ersten Furche und damit der Medianebene des Embryo am Ei bestimmend wird, sich erst während der Befruchtung herstellt. Da aber die Bestimmung erst während der Befruchtung getroffen wird, so schloss Roux, dass diese Bestimmung an den Befruchtungsvorgang selber geknüpft sei und da das Wesentlichste des Befruchtungsvorgangs die Kopulation des Spermakerns mit dem Eikern ist und die erste Teilung des befruchteten Eies sich an die Teilung des Kopulationskerns direkt anschliesst, so lag die Vermutung nahe, dass die Kopulationsrichtung selber das Moment für die Bestimmung der ersten Teilungsrichtung und damit der Richtung der Medianebene des Embryo sei.

Um diese Fragen zu unterscheiden, wandte Roux die Methode der künstlich lokalisierten Befruchtung bei normaler Stellung der Eier an und zwar mit dem Ergebnis, dass einmal die Eier von Rana fusca und Rana esculenta von jedem beliebigen Meridian aus befruchtet werden können, sodass von einer latenten bilateralen Konstruktion des unbefruchteten Froscheies keine Rede sein kann, sodann wird bei diesen Eiern, welche keinem äusseren Zwang unterworfen sind, die Richtung der ersten Furche und der Medianebene des Embryo durch die beliebig gewählte Lage der Sameneintrittsstelle bestimmt, sodass beide Ebenen

in den Befruchtungsmeridian zu liegen kommen. Die Befruchtungsseite des Eies, d. h. die Seite, an der die Spermie in das Ei eindringt, wird zur kaudalen Seite des Embryo.

Die Methode der künstlichen Befruchtung der Eier beruht im wesentlichen darauf, dass bei R. esculenta, wo die Spermien immer durch die schwarze Eirinde einzudringen pflegen und der Eindringungswiderstand nach der weissen Hemisphäre zu allmählich zunimmt, die Leichtigkeit des Eindringens der Spermie in dem Ei von der Mitte der schwarzen Hemisphäre gegen den Rand stetig abnimmt und daher die Befruchtung also in dem Meridian am leichtesten zu erzielen ist, welcher der Mitte der schwarzen Hemisphäre am nächsten liegt, also am weitesten nach oben, während die Mitte der schwarzen Hemisphäre selbst weniger zum Eindringen der Spermie geeignet erscheint. W. Roux setzte die Eier von R. esculenta senkrecht auf, legte an jeder einen kurzen feinen Seidenfaden längs eines senkrechten Meridians an, sodass das obere Ende des Fadens ein wenig von der Mitte der dunklen Hemisphäre entfernt blieb und gab nun Samen mit $^1/_4$—$^1/_8$ % Kochsalzlösung von unten her zu. Der Faden muss bald nach der erfolgten Befruchtung entfernt werden, weil er sonst bei der Quellung der Gallerthülle das Ei presst und neigt, wodurch eine gefährliche Fehlerquelle deshalb erzeugt wird, weil schon eine so geringe Zwangslage für sich allein imstande ist, die Richtung des Embryo und die Lage der kaudalen Seite desselben nach dem Faden hin zu bestimmen. Auf die Einzelheiten der Ausführung, zu der Übung und strenges Einhalten einer bestimmten Ordnung aller Manipulationen unumgänglich nötig sind, kann hier nicht weiter eingegangen werden, Es zeigte sich ferner, dass von den oben ausführlicher beschriebenen Abschnitten der Bahn, welche bei der Befruchtung die Spermie im Ei gegen den Eikern einhält, weniger der erste Abschnitt, die Penetrationsbahn, als der letzte Teil die Kopulationsbahn von Wichtigkeit ist, denn mit dieser Endstrecke der Verlaufsrichtung des Spermakerns fällt die erste Furchungsebene zusammen. Es wird also normalerweise durch die Richtung der Kopulationslinie der beiden Vorkerne die spezielle Richtung der ersten Teilungsebene, welche stets senkrecht steht und durch den Mittelpunkt des Eies geht, bestimmt, und zwar so, dass sie derselben parallel steht oder durch sie selber hindurchgeht.

Diese Bestimmung der ersten Teilungsebene durch die Kopulationsrichtung lässt sich nach Roux in zwei Komponenten zerlegen, nämlich 1. in die Richtung der ersten Teilung der Furchungsebene und 2. in die erste Teilung des Dotters. Die normale Teilung des Furchungskernes erfolgt stets in der durch die Kopulationslinie gehenden vertikalen Ebene und wird so durch die Kopulationsrichtung des Vorkerns bestimmt. Diese Kopulationsrichtung wird durch eine Linie bezeichnet, da aber

die Teilung eines Körpers natürlich in einer Fläche sich vollzieht, so fehlen zur genaueren Bestimmung dieser Fläche noch Bestimmungen über ihre Gestalt und ihre genauere Richtung. Die Teilungsfläche stellt wie bei jeder Zellteilung normalerweise eine Ebene und nicht etwa eine Kugelschale dar und hängt nach meinen früher klargelegten Untersuchungen, von der gleichen Kraft der Centralkörperchen ab, denn in den seltenen Fällen, wo diese beiden ungleich stark sind, ist die Teilungsfläche keine Ebene, sondern der Abschnitt einer Kugelfläche. Wir müssen nach Roux unterscheiden zwischen einer Teilungsrichtung und einer Sonderungsrichtung. Die Teilungsfläche ist der Ort aller bei der Teilung stattgefundenen Zusammenhangstrennungen, durch die Richtung dieser Fläche ist die Teilungsrichtung gegeben. Dagegen die Sonderungsrichtung, gegeben durch die Achse der achromatischen Spindel, steht normalerweise senkrecht zur Teilungsfläche und giebt die Richtung an, in der beide Teile sich von einander entfernen. Dabei ist die Richtung der Teilungsebene nicht das Wesentliche für die Richtung der Kernteilung, sondern die Sonderungsrichtung. Da nun bei der Teilung das betreffende Material also hier die Chromosomen symmetrisch zu einer rechtwinklig zur Sonderungsrichtung stehenden Ebene gruppiert wird, können wir von einer Symmetrieebene der Sonderungsmechanismen sprechen, mit der die Teilungsebene, falls nicht besondere Störungen an dem chromatischen Schleifen stattfindet, zusammenfällt. Diese Einrichtung ist zweckmässig für eine etwaige qualitativ ungleiche Kernteilung, da bei rechtwinkliger Stellung der Sonderungsrichtung zur Symmetrieebene der Sonderung die Kräfte bei allen Kernteilungen gleich und von gleicher Anordnung sind, sodass alle Kernteilungen mit ein und denselben, verhältnismässig groben Mechanismen leicht und sicher vollzogen werden. Es hängt also die genauere Richtung der Teilungsfläche von der Einrichtung der Kernspindel ab und diese stellt sich horizontal ein, sodass die Kernteilungsebene senkrecht dazu, also vertikal steht. Diese dem Kern immanente Teilungsebene könnte auf das Hertwigsche Prinzip zurückzuführen sein, dass die Spindel die Tendenz hat, sich in den längsten durch den Kern gehenden Durchmesser des Protoplasma (Bildungsdotters) einzustellen, allein wie Roux und andere gezeigt haben, ist dies Hertwigsche Prinzip nicht ausschliesslich richtig, da bei linsenförmig deformierten Eiern die Kernspindel sich unter Umständen in die kleinste, senkrecht zur grössten Dimension das Protoplasma einstellen kann, sodass nach W. Roux bei der Furchung die Kernspindel in eine Richtung festesten Gleichgewichts der traktiven Einzelwirkungen der Protoplasmamasse eingestellt wird. Diese Richtung ist von der Gestalt des Zellleibes insofern abhängig, als sie überwiegend häufig annähernd oder ganz der grössten durch den Mittelpunkt der Protoplasmamasse gehenden

Dimension entspricht. Doch wird diese Richtung nicht vollkommen vom Protoplasma allein bestimmt, sondern sie kann auch von der Lage der immanenten Teilungsrichtung des Kerns zu den Hauptrichtungen des Protoplasmakörpers abhängig sein. Bei dem differenzierten Gewebe z. B. dem einschichtigen Cylinderspindel hängt die Einstellung der Spindel und die damit zu ihr rechtwinklig erfolgende Teilung des Zellleibes von der Lage des Mikrocentrums ab, wie das M. Heidenhain in seiner Lehre vom Spannungsgesetz auseinander gesetzt hat.

Bei der ersten Furchung hängt die Richtung der Teilung des Zellleibes gleichfalls von der Kopulationsrichtung ab, insofern normalerweise der Zellleib des Froscheies sich in derjenigen vertikalen Meridianebene teilt, welche parallel der Kopulationsrichtung ist. Die Gestalt der Teilungsfläche ist ebenfalls die Ebene. Die wirkliche Ursache hiervon ist wie beim Kern unbekannt. Die Richtung dieser Ebene ist wieder die vertikale. Die Bestimmung dieser Richtung liegt nach Roux nicht in einer geheimnisvollen differenzierenden Wirkung der Schwerkraft, sondern wird bedingt durch die Einstellung der ungleich spezifisch schweren Dotterteile. Dies geht aus Experimenten hervor, wo die Eier durch Zwangslage in abnorme Stellung gebracht waren. Die Lage der ersten Zellteilung ist normalerweise durch den Mittelpunkt des Eies gegeben und die Ursache dieser Lage muss im Zellleib selbst liegen.

Roux erblickt die funktionelle Bedeutung des Gesetzes, dass die erste Teilung des Furchungskernes normalerweise in der Kopulationsrichtung der Vorkerne erfolgt, darin, dass sie den besten und ökonomischsten Mechanismus der Teilung durch Kopulation verbundener, aber nicht oder nur unvollkommen vermischter Materialien darstellt und auch das Verhalten der Zellleibsteilung zur Kernteilungsrichtung bei der ersten Furchung erscheint als einfachste Einrichtung, welche der spezifischen Verteilung des Dotters angepasst und sich mit dem Minimum von richtenden und ordnenden Kräften vollzieht.

Wie sehen also nach den Untersuchungen von Roux, dass unter normalen Verhältnissen die Richtung der ersten Furchungsebene und der Meridianebene des Embryo im Ei durch die Befruchtung bestimmt wird und zwar dadurch, dass sie eine Abweichung der um die Eier nach allen Richtungen gleichen Anordnung der Substanz des unbefruchteten Eies bewirkt, dass die erste Furche und die Meridianebene des Embryo in die Symmetrieebene dieser Anordnung gebracht werden. Dadurch wird auch die kaudale und cephale Seite des Embryo bestimmt indem die Seite des höherstehenden hellen Poles zur cephalen die des tieferstehenden dunklen Poles zur kaudalen Seite des Embryo wird. Entsprechend der labilen Anordnung des Dotters im Zellleib kann dieser

Einfluss der befruchteten Eizelle auf die Richtung des Embryo leicht verändert werden.

Das Prinzip der Selbstdifferenzierung.

Die wichtigste Grundfrage der embryonalen Entwickelung ist ohne Zweifel die: liegt die Ursache der Entwickelung im befruchteten Ei selbst oder ist sie das Produkt äusserer Einwirkung oder sind sowohl innere wie äussere Ursachen bei der Entwickelung bethätigt? Aus unserer erkenntnistheoretischen Einleitung geht hervor, dass die Ursache einer Erscheinung unendlich ist. Es kann daher nicht unsere Aufgabe sein die Ursache der Entwickelung als Ganzes zu begreifen, sondern es handelt sich für uns immer nur um das Auffinden von Partialursachen und das Wesentliche wird stets für uns sein, diese Partialursachen oder Bedingungen so zu analysieren, dass wir imstande sind, gewisse Ursachen als die unerlässlichen Vorbedingungen anderer Ursachen als die direkt treibenden aber „nächsten“ Ursachen auseinander zu halten.

W. Roux hat fundamentale Untersuchungen darüber angestellt, ob äussere Einflüsse wie die Schwerkraft, Licht Wärme und Erdmagnetismus notwendig sind zur normalen Entwickelung des Keims.

Gewisse Erscheinungen sprechen dafür, dass die Schwerkraft einen Einfluss auf die Gestaltungen des sich entwickelnden Froscheies haben und Pflüger ist sogar soweit gegangen anzunehmen, dass ohne die Wirkung der Schwerkraft keine embryonale Entwickelung möglich sei und neuerdings ist namentlich O. Schulze für diesen direkten Einfluss der Schwerkraft eingetreten. Nun übt thatsächlich die Schwerkraft auf das Ei von Rana fusca gewisse Einflüsse aus. Dasselbe ist normalerweise kugelrund und bis auf einen kleinen weissen Fleck an seiner Oberfläche von schwarzer Farbe. Die Verbindungslinie der Mittelpunkte dieser Teile bezeichnet man als Eiachse und diese Eiachse stellt sich nach der Befruchtung, sobald die Gallerthülle gequollen ist, in der Regel so ein, dass sie in der Regel senkrecht steht, wobei der schwarze Teil der Eioberfläche nach oben gerichtet ist. Manchmal stellt sich aber auch bei R. fusca (wie es bei R. esculenta regelmässig der Fall ist) die Eiachse schief ein, was aber für den Mechanismus der Furchung keine grosse Bedeutung hat, aber als Hülfsmittel des Studiums sehr wichtig ist, da dies Verhalten zur Orientierung mancher Vorgänge am Ei dienen kann. Die Ebenen der beiden ersten Teilungen stehen senkrecht und schneiden sich in einer geraden, senkrecht stehenden Linie, der Furchungsachse, welche also mit der Eiachse zusammenfällt. Da nun die nächste Teilung wagerecht erfolgt und die beiden gleichzeitig auftretenden nächsten Furchen wieder senkrecht, so hat es in der That

den Anschein, als ob diese Richtungen vollkommen von der Schwerkraft beherrscht würden. Dazu kommt noch, dass mit der ersten Teilung auch schon die Medianlinie des Embryo bestimmt wird und dass bei R. esculenta, wo die Eiachse normalerweise schief steht, wodurch an der oberen braunen Hemisphäre noch ein mondsichelförmiger Teil des unteren gelbweissen Pols zu sehen ist, der von der senkrechten ersten Furchungsebene symmetrisch geteilt wird, diese Ebene durch den höchsten Punkt des Sichelrandes und zugleich durch die schief stehende Eiachse hindurchgehen muss, sodass durch diese schiefe Einstellung der Eiachse die Richtung der ersten Furchungsebene und die Medianebene des Embryos bestimmt wird. Pflüger geht nun soweit zu sagen, dass das befruchtete Ei gar keine wesentliche Beziehung zu der späteren Organisation des Tieres besitzt, so wenig als die Schneeflocke in einer wesentlichen Beziehung zu der Grösse und der Gestalt der Lawine steht, die unter Umständen sich aus ihr entwickelt. Dass aus dem Keim immer dasselbe entsteht, kommt nach Pflüger daher, dass er immer unter dieselben äusseren Bedingungen gebracht ist. Wenn man also Hechteier unter die äusseren Bedingungen des Froscheies brächte, so bemerkt Roux sehr richtig, so würden nicht Hechte sondern Frösche mit den chemischen Qualitäten des Hechts daraus werden! Roux ist der der Ansicht, dass die von der Wirkung der Schwere abhängigen Gestaltungen auf ein ungleiches spezifisches Gewicht der weissen und schwarzen Eimassen zurückzuführen seien und dass die formale (nicht chemische) Differenzierung in dem befruchteten Ei unabhängig von äussern, gestaltenden Einwirkungen verlaufen kann, also auch die gestaltende Einwirkung der Schwerkraft zur normalen Entwickelung des Eis nicht nötig ist. Den Beweis hierfür erbrachte Roux dadurch, dass er die befruchteten Eier in ein kleines, um eine wagerechte Achse sich drehendes Wasserrad legte, um die Einwirkung der Schwerkraft durch andere Kräfte aufzuheben oder zu überkompensieren. Roux stellte mit diesem Apparat zwei Arten von Versuchen an, einmal langsame fortwährende Umdrehung der Eier zur fortwährenden Änderung des oberen Meridians, da nach Pflüger die Schwere allein denjenigen Meridian um die Eiachse bestimmt, in welchem die Entwickelung stattfindet und wenn in jedem Moment der obere Meridan ein anderer wird, so müsste danach gar keine Entwickelung stattfinden. Sodann führte Roux eine rasche Umdrehung aus zur Aufhebung der Schwerkraft durch die Centrifugalkraft. Das Wichtigste an diesem Experiment war, dass Roux die Froscheier auf einem sehr langsam rotierenden, senkrecht stehenden Rade befestigte und mit ihm bewegt werden liess, wobei die Schwerkraft in jeder Sekunde in anderer Richtung auf die Eier einwirkte und die Centrifugalkraft zu schwach war, um statt ihrer richtend, einstellend auf das Ei wirken zu können. Das bemerkens-

werte Resultat war folgendes: Die ganze Furchung und weitere Entwickelung verlief vollkommen normal, sodass die Schwerkraft nicht unerlässlich nötig für die Entwickelung ist und dass ihr keine notwendige richtende Wirkung zukommt. Alle Wirkungen der Schwere sind nur accessorisch. Dies alles gilt nur für die normale Entwickelung. Bei Eiern, welche in Zwangslage gehalten werden bewirkt die Schwerkraft innere Umordnungen der ungleich spezifisch schweren Eisubstanzen, so dass unter Umständen störende Abweichungen vom normalen Furchungstypus eintreten. Aber daraus, so bemerkt Roux sehr richtig, dass die Schwerkraft unter Umständen störend auf die Entwickelung wirken kann, darf nicht gefolgert werden, dass sie zur normalen Entwickelung nötig ist.

Weiter konnte Roux nachweisen, dass weder dem Licht, der Wärme, Sauerstoff noch dem Erdmagnetismus eine die Richtung der Gestaltung beeinflussende Wirkung zukommt. Während natürlich eine gewisse Höhe der Temperatur und der Zutritt des nötigen Sauerstoffes der Luft, Vorbedingung zur Entwickelung ist, dieselbe wird durch niedrige Temperatur verlangsamt, durch höhere beschleunigt werden können, allein ausschlaggebend für die Richtungen der Entwickelung sind alle diese von aussen einwirkenden Energien nicht, vielmehr trägt und produziert das befruchtete Ei alle zur normalen Entwickelung nötigen, gestaltenden Kräfte in sich selber, sodass die formale Entwickelung des Eies ein Prozess vollkommenster Selbstdifferenzierung ist.

Lokalisation der Entwickelungsursachen innerhalb des Eies.

Um die Frage zu entscheiden, ob durch äussere Eingriffe im befruchteten Ei hervorgerufene Umordnungen der Eisubstanz fremdartige Produkte sich entwickeln, stach Roux Froscheier nach der ersten, zweiten oder noch weiteren Furchung an und beobachtete dieselben bis zur Differenzierung des Gehirns und der Urwirbel. Selbst nach Entleerung von $^1/_6$ der Menge des Eiinhalts zeigten die Eier bei normaler Entwickelung nur cirkumskripte lokale Defekte. Daraus folgt, dass nicht alle Eisubstanz zur Entwickelung unbedingt nötig ist, dass auf lokale Störung am Ei lokal beschränkte Störungen am Embryo folgen können.

Nach diesen Vorversuchen schritt Roux zu dem berühmten Experiment, eine der ersten bei Furchungszellen ganz von der Entwickelung auszuschliessen. Ein Versuch, welcher darüber die Entscheidung bringen sollte, ob das befruchtete Ei als Ganzes oder in seinen Teilen sich selbständig, also durch Selbstdifferenzierung zu entwickeln vermag oder ob das Ei sich erst durch die differenzierenden Wechselwirkungen

der durch Zellteilungen entstandenen Teile entwickelt. Obschon manche bekannte Thatsachen für die Selbstdifferenzierung des Eies und seiner Teile sprach, so konnte den endgültigen Entscheid nur das direkte Experiment bringen.

Die Methode dieses grundlegenden Experiments bestand darin, dass Roux die befruchteten Eier durch Verdunstung etwas Wasser verlieren liess, wodurch sich die Gallerthülle dem Ei anlegt und dasselbe weniger leicht verschieblich wird. Dann stach Roux, einige Minuten nachdem die erste Teilung äusserlich vollendet war, die eine Zelle mit einer durch eine Metallkugel als Wärmehalter armierten Nadel an. Das Schwierige bei diesem Experiment ist, den richtigen Wärmegrad abzupassen. Roux stach von oben oder von der Seite her parallel der Furchungsebene in geeigneter Richtung in das Ei und gelangte so in die Gegend des Kerns und tötete ihn, indem er die Nadel 5—10 Sekunden im Ei liess. Dabei darf den Eiern nicht zu früh durch das Verdunsten des Wassers eine künstliche Stellung vor der Operation aufgezwungen werden, da sich sonst leicht Anachronismen der Furchenfolge einstellen, auch darf die Operation nicht gegen das Ende der Laichperiode erfolgen, da sich dann Missbildungeu einzustellen pflegen.

Das Resultat war, dass die eine nicht getötete Zelle sich in vielen Fällen zu einem wohlgestalteten halben rechten oder linken Embryo (Hemiembryo lateralis) ausbildete, an dem man ohne weiteres einen Medullarwulst und die halben Hirnblasen, einen Haftnapf, die eine Reihe der Urwirbel erkennen konnte. Am Querschnitt war noch der halbe Urdarm erkennbar. Die Chorda, welche meistens fast so dick war, als an einem ganzen Embryo, zeigt statt eines halbrunden stets einen gerundeten Querschnitt. Die operierte Hälfte bestand aus einer nicht cellulierten, blasig durchsetzten Dottermasse.

Allerdings kommen häufig bei diesen Halbbildungen geringe Abweichungen von der normalen Gestalt vor, allein die erhaltenen vollkommen normalen Halbbildungen sind natürlich das Entscheidende. Die Störungen beweisen nach Roux nur, dass beim Vorhandensein des ganzen Eies die Entwickelung sicherer vor sich geht. Da sich demnach je eine der beiden ersten Furchungszellen des Froscheies nach der Vernichtung der Entwickelungsfähigkeit der anderen Zelle als Halbbildung bis zu einem wirklichen halben Embryo zu entwickeln vermag, so stellte Roux mit Recht den Satz auf, dass jede der beiden ersten Furchungszellen des Froscheies alle wesentlichen gestaltenden und differenzierenden Kräfte für die Anlage aller Organe in sich trägt und es ist anzunehmen, dass auch bei der normalen Entwickelung jede der beiden ersten Furchungszellen oder besser der ganze Komplex ihrer

Nachkommen sich unabhängig von dem Komplexe der Nachkommen der anderen Furchungszelle entwickelt, so dass also die normale Entwickelung auf keinen Fall auf der differenzierenden Wirkung aller Furchungszellen oder der Summe ihrer Kerne beruht, sondern dass jede der ersten Furchungszellen ausser dem Bildungsmaterial auch noch die differenzierenden und gestaltenden Kräfte für das zu entwickelnde Stück des Embryo in sich trägt. Ausser diesen Halbbildungen gelang es Roux übrigens auch noch Teilbildungen experimentell zu erzeugen, nämlich vordere halbe Embryonen (Hemiembryonen anteriores) und Dreiviertelembryonen. Besonders interessant ist, dass derartige Halbbildungen auch bei Säugetieren vorkommen, so ist als Hemitheria anterior eine Kalbsmissbildung beschrieben worden, welche genau die vordere, wie mit dem Messer abgeschnittene Hälfte eines fast ausgetragenen Kalbes darstellte.

Roux konnte hiernach als unbestreitbare Folgerung den Schluss ziehen, dass schon durch die erste Furchungen dasjenige Material des Zellleibes und besonders des Kerns, welches vermöge seiner Metastruktur die typische Entwickelung des Individuums direkt vollzieht, nach Qualität und Quantität von einander sondert und damit zugleich die Lage der später differenzierten Organe des Embryo in typischer Weise bestimmt. Roux bezeichnet diese Art der Entwickelung allgemein als direkte Entwickelung. Es handelt sich dabei um eine Art der Selbstdifferenzierung im topographischen Sinn, sodass die Veränderung oder eine ganze Folge von Veränderungen des Ganzen oder seiner Teile sich durch gestaltende oder qualitativ differenzierende Energien vollzieht, welche in dem veränderten Ganzen oder seiner Teilen selber gelegen sind. Roux bezeichnet diese Art der Bildung als „Mosaikarbeit“, indem ähnlich einer Mosaik das Ganze sich aus einzelnen, für sich gebildeten und differenzierten Teilen zusammensetzt. Es kommt also hierbei auf den topographischen Sitz der differenzierenden Ursachen an. Es ist die Selbstdifferenzierung kein aktives Prinzip, da es eine Selbstdifferenzierung im Sinne der Änderung des Bewegungszustandes eines körperlichen Systems ohne äussere Einflüsse nach dem Beharrungsgesetz natürlich nicht geben kann, sondern nur in dem Sinne, dass die von aussen aufgenommene Energie nicht die spezifische Natur der mit ihrer Hülfe vor sich gehenden Veränderung bestimmt, vielmehr wird bei der Selbstdifferenzierung die spezifische Natur der vor sich gehenden Veränderung, welche an den Furchungszellen abläuft durch die in diesen Zellen liegende Kräfte selbst bestimmt.

Indirekte oder atypische Entwickelung.

Im Gegensatz zu der ausgedehnten Selbstdifferenzierung wie wir sie bei der typischen, direkten Entwickelung an der Hand der Roux-schen Experimente kennen gelernt haben, finden wir eine zweite, weit verbreitete Art der Entwickelung, welche auf ein inniges Zusammenwirken der Teile zum Ganzen und auf eine weitgehende Abhängigkeit der Teile vom Ganzen hinweist. Diese zweite indirekte oder atypische Art der Entwickelung gehört zu den interessantesten Erscheinungen, die wir im Reich des Organischen kennen, indem sie an Regulationsmechanismen von ganz erstaunlicher Feinheit geknüpft sein müssen, welche uns so recht die Mangelhaftigkeit unseres bisherigen Standes der Erkenntnis vor Augen führt. Es ist dies nichts anderes als die sogenannte Postgeneration und Regeneration. Diese wunderbare Leistung der Organismen stellt aber keineswegs, wie man apriori vermuten könnte, die höchste Blüte des organischen Gestaltungsvermögens dar, sondern dies Vermögen ist auf niederer Stufe in viel höherem Grade vorhanden als bei den höheren Organismen. Daraus kann man mit Roux folgern, dass die Entwickelung der höheren Organismen mit einer bestimmten Mechanisierung der Vorgänge mit einer Einengung des Lebens in typischere Bahnen verknüpft ist. Wenn auch noch beim Menschen das Vermögen der Regeneration keineswegs ganz erloschen ist, so ist es doch beschränkt und erscheint an engbegrenzte Mechanismen gebunden.

Wenden wir uns zunächst der Besprechung jener Thatsachen zu, welche W. Roux den Begriff der Postgeneration aufzustellen veranlasste. Bei Gelegenheit jener Operationen, wo Roux die eine der beiden ersten Furchungszellen getötet hatte, zeigte es sich, dass die Leistungsfähigkeit der unversehrten Eihälfte mit der Bildung eines linken oder rechten halben Embryo keineswegs erschöpft war, vielmehr fand eine Überwanderung von Kernen mit anliegendem Protoplasma von der bereits in der Entwickelung weit vorgeschrittenen, nicht operierten Eihälfte aus in die zerstörte Hälfte hinein. Indem die Kerne sich in der Dottermasse verteilten, erfolgt alsbald eine Gliederung derselben in eine grosse Zahl kleinerer Zellen, ohne dass wie bei der normalen Teilung eine Furchung zunächst in zwei gleiche Teile u. s. w. eintrat. Diese Bekernung und Cellulierung schritt successive in der zerstörten Dottermasse fort, wobei unbrauchbare, zersetzte Reste abgestossen wurden. Das Endresultat war die nachträgliche Ergänzung der ursprünglichen seitlichen Halbbildung zu einem vollkommenen Individuum.

Was die Herkunft der Kerne in der operierten Hälfte angeht, so konnte Roux nachweisen, dass hier eine Versorgung der operierten Ei-

hälfte mit neuen Kernen von der entwickelten Hälfte aus auf dem Wege der Transmigration vorliegt. Dabei ist es schon merkwürdig, dass die unversehrte Eihälfte, während sie doch selbst in höchster Thätigkeit ist, ohne Störung Zellkerne und Zellleibmaterial abzugeben vermag. Das so cellulierte, noch unentwickelte Dottermaterial verwandelt sich in typische Keimblätter, deren Bildung von den schon differenzierten Keimblättern der unversehrten Hälfte ausging, aber stets erst dann, wenn ein solches Keimblatt mit einer Unterbrechungsfläche an die nachträglich cellulierte Dottermasse stösst. Liegt z. B. irgendwo das Ektoderm der unversehrten entwickelten Seite mit seiner Oberfläche der Dottermasse der zerstörten Eihälfte an, so findet die postgeneratorische Differenzierung nicht statt, sodass nach Roux die Epithelien nur von ihren Seitenflächen her ein differenzierender Einfluss auf die anliegenden indifferenten Zellen auszuüben imstande sind, nicht aber von den polaren Flächen.

Dabei mag gleich erwähnt werden, dass Roux auch beim Frosch unter Umständen in der späteren Zeit, von der dann schon weitentwickelten Halbbildung aus, ohne Beteiligung der anderen operierten Furchungszelle, einen ganzen Embryo erhielt.

Die Postgeneration unter Verwendung des Dottermaterials fand je später statt, je stärker dies Dottermaterial verändert war, sodass nach Roux die älteren Kerne und Zellen in höherem Maasse die Fähigkeit haben, Widerstände in einem differenten Material zu überwinden. Es finden sich nach Roux alle Überzeugungsstufen von der Postgeneration unter vollkommener Verwendung des Dotters der anderen Hälfte, durch die Stufe halber Verwendung desselben bis zu keiner Verwendung dieses Materials, sodass von einem prinzipiellen Unterschied dieser verschiedenen Arten von Postgeneration keine Rede sein kann.

Die Frage, auf welche Weise der Hemiembryo den Zustand seines Defektseins merkt, sucht Roux dahin zu beantworten, dass es weniger das Fehlen des Gegendruckes ist, welcher gleichsam die bildenden Kräfte der indirekten Entwickelung auslöst, denn dieser fehlt unter Umständen nicht, wenn z. B. die tote Eihälfte dem Hemiembryo dicht anliegt, als vielmehr das Fehlen normaler qualitativer Wechselwirkung der fehlenden normalen Nachbarschaft oder abnorme Einwirkungen der anormalen Nachbarschaft, welche Einwirkung anhält, bis jede Zelle wieder vollkommen die normale Nachbarschaft hat. Dabei muss man sich aber nicht vorstellen, als ob die Postgenerationsvorgänge ebenso exakte Resultate lieferten als die normale Entwickelung. Kleine Störungen der Entwickelung und geringere Lebensfähigkeit der Embryonen hat Roux wiederholt beobachtet. Auf genauere Beschreibung der höchst interessanten Details der Postgeneration der einzelnen Keimblätter kann hier, wo es sich um die Darlegung allgemeiner Prinzipien handelt, nicht

eingegangen werden. Doch möchte ich nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, dass D. Barfurth bei den Amphibien die Postgeneration der Keimblätter sehr genau untersuchte und zu gleichen Resultaten wie Roux kam, indem nämlich nach der Kontinuitätstrennung der Keimblätter entweder eine Regeneration der Keimblätter durch Zellwucherung und Vereinigung der einzelnen Keimblätter der unter dem Extraovat abgeschnürten und zu Grunde gehenden Zellen erfolgte oder falls das Extraovat in feste Verbindung mit dem Ei trat, durch Selbstordnung der Zellen eine provisorische Entwickelung im Extraovat und dann eine postgenerative Vereinigung der Keimblätter um das Extraovat herum unter Benutzung und Nostrifikation der Zellen derselben stattfand. Dabei konnte Barfurth mit Sicherheit nachweisen, dass das Entoderm niemals Ektoderm bildete, überhaupt keine Umwandlung eines Keimblattes in das andere Blatt statt hatte, sodass die Keimblätter in Bezug auf Regeneration und Postgeneration vollkommen spezifiziert sind. Ein prinzipiell sehr wichtiges Resultat.

Wie zu erwarten, sind diese Experimente von einer Reihe von Forschern an anderen Objekten nachgemacht worden, so von L. Chabry an Ascidien, von Chun an Ctenophoren, von Driesch an Echinodermen, von Wilson am Amphioxus und anderen mehr.

Namentlich Driesch und O. Hertwig haben aus den Abweichungen der Resultate den Schluss gezogen, dass aus jeder der isolierten ersten Furchungszellen ein ganzer Embryo sich bilden kann, sodass von einer spezifischen Selbstdifferenzierung der einzelnen Eiteile im Rouxschen Sinn, also auch von einer Mosaikarbeit bei der Entwickelung, keine Rede sein dürfe. Ja diese Autoren sind sogar soweit gegangen, die indirekte Entwickelung (Postgeneration) ganz zu leugnen. Die Furchungszellen sollen wie Billardkugeln durcheinandergeschoben stets ein typisch entwickeltes Endprodukt liefern, so dass jede einzelne Zelle an und für sich indifferent gebaut, nur durch Wechselwirkung sich zu einem normalen Produkt zu differenzieren vermöchten. Überlegt man alle Argumente, welche von Roux und seinen Gegnern für und wider die beiden Arten der Entwickelung, die direkte typische und die indirekte atypische, vorgebracht sind, so kommt man zu dem Schluss, dass die Darstellung, wie sie hier auf Grund der Rouxschen Arbeiten gegeben ist, doch den vorliegenden Thatsachen am besten entspricht und demgemäss voraussichtlich die herrschende bleiben wird.

Roux deutet die Widersprüche in den Resultaten der verschiedenen Experimentatoren dahin, dass sie keineswegs prinzipiell unvereinbar sein, sondern im Gegenteil eine prinzipielle Übereinstimmung bekundeten. Das Ergebnis aller Experimentatoren ist folgendes. Bei sehr verschiedenen Tieren wie Echinus, Ascidia, Rana und Ctenophoren können

sich die isolierten ersten Furchungszellen zu einzelnen Stücken des Embryo entwickeln, sodass zunächst eine typische Halbbildung entstehen kann, wobei bei den nahrungsdotterarmen Eiern (Echinus, Ascidia) auf früherer, bei den nahrungsdotterreichen Eiern (Rana, Ctenophoren) auf späterer Stufe eine Postgeneration der fehlenden Hälfte von der bisherigen Halbbildung ausgeht und zur Herstellung einer „Halbei-Ganzbildung“ führt. Daraus, so argumentiert Roux, ist zu vermuten, dass wenn alle Furchungszellen in normaler Weise in den sich furchendeu Eiern dieser Tiere beisammen sind, sich die einzelnen Furchungszellen auch zu einzelnen bestimmten Abschnitten des embryonalen Körpers entwickeln. Da die Thatsache der von Roux am Froschei beschriebenen Postgeneration ausser allen Zweifel steht, so ist ihr verschiedenes Auftreten bei den verschiedenen Tierarten auf eine der Zeit nach frühere oder spätere Aktivierung der Postgenerationsmechanismen zu beziehen.

Es ist als ein besonderer Glücksfall zu betrachten, dass das Frosch- und Ctenophorenei uns Gelegenheit gegeben haben, die Leistungsfähigkeit der typischen, direkten Entwickelung eine weite Strecke zu verfolgen; denn würde hier die Postgeneration sofort nach der Isolierung einer der zwei oder vier ersten Furchungszellen einsetzen, so würden wir das Selbstdiffenenzierungsvermögen jeder dieser ersten Furchungszellen zu einem entsprechenden Stück des Embryo nicht haben erkennen können, sodass uns die Unterscheidung zweierlei Entwickelungsarten, der normalen, direkten, typischen, und der regenerativen, indirekten oder atypischen, überhaupt nicht zum Bewusstsein gekommen wäre. Diese beiden sind überhaupt nicht erkennkar am Ei des Amphioxus, wo, wie Wilson es beschreibt, einer der beiden oder einer der vier ersten Furchungszellen isoliert, sich wie eine ganze ungefurchte Eizelle teilen, und stets eine vollkommene, wenn auch kleinere Gastrula bilden. Doch kommen hier Abweichungen vor, in denen z. B. an etwas auseinandergezerrten Eiern des Zweizellenstadiums, Zwillingsgastrulae entstehen können.

So halten wir also mit Roux daran fest, dass dasjenige Material (Idioplasson) der ersten Furchungszellen, durch welches die typische, normale Entwickelung bestimmt wird, in den verschiedenen Furchungszellen spezifisch verschieden ist und durch die Furchung qualitativ ungleich geteilt wird, während dasjenige Material (Reserveidioplasson), welches die Postgeneration beherrscht, in den vier ersten Furchungszellen gleichvermögend und zwar totipotent ist. Dabei sehen wir mit Roux als Hauptdepot des Idioplasson den Kern an, von dem aus es je nach Bedarf aktiviert wird und in den Zellleib übertreten kann. Als Mittel zur qualitativ ungleichen Teilung dient die mitotische Teilung des Kerns. Das Reserveidioplasson wird besonders am Beginne der

individuellen Entwickelung qualitativ halbiert, später aber teilweise qualitativ ungleich geteilt. Es wird aktiviert durch einen Defekt am entwickelten Ganzen, oder durch Störung der Anordnung der Teile und vermag als temporäres Differenzierungshauptplasson die Herrschaft über bereits differenziertes zu übernehmen und Umdifferenzierungen desselben zu veranlassen, sodass wir in den Kräften der atypischen Entwickelung Selbstregulationsmechanismen zu suchen haben, welche für den Organismus unausbleibliche Störungen zu korrigieren, auszugleichen suchen.

Die vollkommen typische direkte Entwickelung kommt übrigens nach Roux ganz rein für sich kaum vor, da schon die geringsten Abweichungen, wie sie z. B. sich in den an Furchungszellen häufig stattfindenden, gegenseitigen Verschiebungen zeigen, die Mechanismen der Selbstregulation hervorrufen, wodurch die gestörten Teile unter dem Einfluss der regulatorisch differenzierenden Wirkung ihrer Umgebung gestellt werden.

Nur solche Wesen könnten überhaupt entstehen, welche von Anfang an das nötige Regulationsvermögen besassen um sich gegen die Wirkungen der Aussenwelt zu schützen, da sie eben bei ihrer Entwickelung durchaus von äusseren Vorbedingungen abhängig sind. Bei den meisten niederen Tieren sind diese Regulationsmechanismen äusserst labil und treten sofort auf, sodass z. B. beim Amphioxus nach Zerstörung der einen Furchungszelle sogleich das Ganze sich wiederherstellt. Bei den höheren Organismen dagegen, bei welchen die Entwickelung in festere Bahnen gezwängt ist, treten die Mechanismen der Selbstregulation zurück gegen die Selbstdifferenzierung. Am meisten ist dies der Fall bei den Säugern, welche durch Einschluss in den mütterlichen Leib viel weniger abhängig von den Einwirkungen der Aussenwelt ihre Entwickelung durchmachen, sodass hier das Selbstdifferenzierungsvermögen sehr gross, das Selbstregulationsvermögen (Postgeneration und Regeneration) sehr gering ist.

Es darf aber aus alledem nicht geschlossen werden, dass wenigstens bei den höheren Tieren die selbständige Entwickelungsfähigkeit der vier ersten Furchungszellen eine gestaltliche Wechselbeziehung dieser Teile ausschlösse, vielmehr ist Roux der Ansicht, dass zwischen den entwickelten Zellen und ihrem Reserveidioplasson noch uns zunächst rätselhafte Beziehungen bestehen, welche vielleicht schon unter normalen Verhältnissen stattfinden, vielleicht aber immer erst durch Störungen irgend welcher Art geweckt werden.

So müssen z. B. nach Roux in funktionell gleichen Zellen der Organe noch Verschiedenheiten vorhanden sein, welche in gewisser Weise noch innerhalb gewisser Grenzen der Lage der Zellen unter den Nachbarn und diese wieder der typischen Gestalt des Organs ent-

sprechen. Diese Lageeigenschaften sind aher nicht so zu verstehen, dass die bestimmte Lagerung der Zellen den drei Dimensionen des Raums das für die differenzierende Wirkung Bedingende sei, sondern die Differenzierungen hängen wesentlich von Nachbarschaftswirkungen, auch entfernterer Teile, also von Wirkungen per continuitatem et contiguitatem ab, zu denen Roux auch chemotaktische Fernwirkungen rechnet.

Differenzierung der verschiedenen Zellarten.

Die Zellen, welche die Keimblätter zusammensetzen, differenzieren sich allmählich zu den Gewebezellen der einzelnen Organismen. Wir sind berechtigt diesen Vorgang der Differenzierung als rein cellulären Vorgang aufzufassen, wenn auch vielfach äussere Faktoren und Korrelationen dabei eine Rolle spielen. Das Hauptdifferenzierungsgebilde bleibt aber der Kern mit dem ihn umgebenden scheinbar nicht differenzierten Protoplasma. Es entpricht dieser Teil der Zelle, dem was ich früher als Markschicht oder Markzone (His) mit dem in ihr enthaltenen Kern bezeichnet habe, d. h. jenem Binnenteil der Zelle, in dessen Bereich das Phänomen der Mitose sich bei der Zellteilung abspielt und der, wie die Experimente namentlich an Infusorien beweisen, für die Erhaltung des Lebens einer Zelle notwendig ist. Der Botaniker Julius Sachs hat diesen Teil der Zelle, also den Kern plus des von ihm beherrschten Zelleibsterritoriums als Energide, Koelliker, als Protoblast bezeichnet, womit gesagt sein soll, dass dieser Teil der Zelle als der bei der Differenzierung aktive, primäre Teil anzusehen ist. Diesem aktiven protoplasmatischen Teil der Zelle gegenüber steht der meist nach aussen davon gelegene differenzierte Teil derselben, welcher meiner Rindenschicht oder Rindenzone (His) entspricht, die parablastische Substanz Kupffers, das Alloplasma nach A. Meyer und Koelliker, welches als das passive Produkt des Markteils der Zelle anzusehen ist, und welches verschiedene Eigenschaften der lebenden Substanz eingebüsst hat, aber zweifellos noch Wachstum und Stoffwechsel zeigt, also keineswegs als leblose Substanz anzusehen ist. Daneben kommen in diesem Rindenteil natürlich auch unorganisierte leblose Produkte, wie Cellulosemembranen bei den pflanzlichen Zellen, Kutikularbildungen u. s. w. bei den tierischen Zellen vor. Es giebt aber auch Zellen, welche wie es scheint, keine parablastische Substanz besitzen und nur aus aktiver protoplasmatischer Substanz bestehen wie z. B. die Leukocyten.

Dem Markteil der Zelle ist vielleicht mit Ausnahme der Nervenzellen mit unseren jetzigen Hülfsmitteln nicht anzusehen, zu welcher

Zellart er gehört, da seine spezifische Struktur auf molekularem Gebiet liegt, also Metastruktur im Sinne W. Rouxs darstellt. Dasselbe gilt aber auch für den Rindenteil in der ersten Zeit der Differenzierung, worauf manche Streitfrage, z. B. die Entstehung der Bindegewebsfibrillen zurückzuführen sein dürfte. Dem Markteil kommen aber dieselben Eigenschaften wie dem Rindenteil zu, nur so, dass bei letzterem die Richtung der wirkenden Teile bestimmter fixiert ist und die spezifischen Charaktere zur stärkeren Ausbildung kommen, dafür haben letztere aber andere allgemeine Eigenschaften des Markteils eingebüsst. Im Sinne der Dominantenlehre meines Bruders würden wir sagen können, im Markteil (stets mit Einschluss der Kerne) ist der Sitz der unbewusst intelligenten Kräfte, welche die Energien zu einer Maschinenstruktur, sei es im chemischen oder physikalischen Sinn, zusammenhalten und umbilden und der Sitz dieser so entstandenen maschinellen Strukturen in Gestalt der Parablasten ist der Rindenteil. In diese parablastische Struktur haben die unbewusst intelligent wirkenden Dominanten ihre Intelligenz hineingelegt, sodass auch in den parablastischen Bildungen die Richtung der Energie durch intelligente Kräfte zweiter Hand zusammengehalten werden. Die Parablasten verhalten sich also sehr ähnlich unseren Maschinen, chemischen und physikalischen Apparaten, in die wir Menschen unsere Intelligenz hineingelegt haben. Sie haben die Eigenschaft der Teilung zum Teil verloren, vermögen aber durch Intussusception zu wachsen und besitzen höchst wahrscheinlich einen Stoffwechsel, was sie dann allerdings noch von unseren Apparaten unterscheidet. Die intelligentwirkenden Kräfte, welche diese Apparate gebildet haben, liegen aber lediglich im Markteil. Dadurch wird eine ganze Reihe von Problemen, deren Lösung wir ganz allgemein in den Geweben und Zellen suchten, weiter zurückgelegt in dem kernhaltigen Markteil. Finden wir zum Beispiel, dass Zug und Druck in bestimmter Richtung erfolgend, Knochensubstanz oder Bindegewebsfibrillen in einer bestimmten Richtung zur Ausbildung oder zum Schwund bringt, so werden wir es so aufzufassen haben, dass zunächst die Parablasten durch die Funktion veranlasst wurden eine bestimmte Richtung einzuschlagen. Jetzt würde aber die weitere Frage zu lösen sein, wie kann der Zug oder der Druck, welcher zunächst die Parablasten trifft, weiter auf den Markteil, die Energide, einwirken, um deren Dominanten in Thätigkeit zu setzen oder auch zum Schwunde zu bringen.

Wenden wir uns zunächst den einzelnen Arten der parablastischen Bildung zu, so ist als einfachstes und einleuchtendes Beispiel das rote Blutkörperchen zu nennen. Die kernhaltigen Vorstufen der roten Blutkörperchen waren zunächst Protoblasten mit allen Eigenschaften eines solchen. Indem sich allmählich ihr Zelleib umwandelte und das

parablastische Produkt des Hämoglobins produzierte, liessen sich zunächst beide Teile der differenzierten Zelle an ihr erkennen, bis schliesslich der Kern zu Grunde ging, die rote Blutzelle ihre Teilungsfähigkeit verloren hatte und nun eine reine parablastische Bildung vorlag, ein Mechanismus, der einem chemischen Apparat zu vergleichen ist, mit denjenigen Dominanten begabt, welche durch ihre eigenartige Struktur die Energien zwingen Sauerstoff zu binden und wieder abzugeben.

Als weiteres Beispiel parablastischer Bildungen dienen die Stützsubstanzen. Das Bindegewebe besteht bekanntlich aus Zellen und Intercellularsubstanzen, die Zellen sind teils fixe Bindegewebszellen, teils Wanderzellen, mit Einschluss der Pigment- und Körnchenzellen (Plasmazellen); die Intercellularsubstanz ihrerseits besteht wiederum aus Fasern und Grundsubstanz, diese Fibrillen können kollagene Fibrillen sein, welche durch eine Kittsubstanz zu Bündeln vereinigt werden, oder es können elastische Fasern sein. Es besteht nun die Kontroverse, werden diese Fibrillen von den Zellen des Bindegewebs gebildet oder entstehen sie von selbst in der Intercellularsubstanz. Nach meiner Meinung ist der Streit dahin zu schlichten, dass bei vielen Tieren, wo wir die erste Anlage der Fibrillen nicht in der Rindensubstanz beobachten können, vielmehr dieselben mit Sicherheit erst später auftreten, diese Anlage bereits früher in dem Mantel der Zelle vorhanden war, aber als Metastruktur in molekularer Gestalt, gerade wie wir für Spindel und Polstrahlungen dies auch für manche Sorten von Zellen anzunehmen geradezu gezwungen werden. Dazu kommt, dass bei Bindegewebe des Salamanders, wo Flemming mit absoluter Sicherheit die intracellulare Bildung nachgewiesen hat, dass gerade in diesen Zellen die feinsten Fasern der Kernspindel so ausserordentlich schön zu sehen sind. Wir werden also darauf hingewiesen, dass bei diesem Gewebe des Salamanders die Strukturen eben so grob sind, dass sie aus dem Meer des Unsichtbaren für unser mikroskopisches Sehen auftauchen, während sie bei vielen anderen Tieren hierfür zunächst zu fein sind, sodass sie ins Gebiet der Metastrukturen gehören und erst nachdem sie zu beträchtlicher Dicke nachträglich angewachsen sind, für uns sichtbar werden. Nachdem so im Rindenteil der Bindegewebszelle die Fibrillen entweder sichtbar oder unsichtbar angelegt sind und ihre Richtung durch den auf sie wirkenden Zug oder Druck, wie wir später sehen werden, bestimmt ist stösst der Markteil der Zelle den Mantel ab, der nunmehr als eine von der Zelle emanzipiertes Intercellularprodukt imponiert. Die Zelle selbst kann entweder untergehen oder als fixe Bindegewebszelle bestehen bleiben. Dabei ist es höchst wahrscheinlich, dass ein und dieselbe Bindegewebszelle sowohl kollagene als auch elastische Fibrillen in ihrem Rindenteil zu bilden imstande ist und es wird die Zukunft lehren müssen,

unter welchen Bedingungen das eine oder das andere geschieht. Jedenfalls ist eine Unterscheidung von zwei verschiedenen Mutterzellen des Bindegewebes bisher in keiner Weise möglich und nach neueren Autoren finden sich wenigstens im Knorpel Zellen, welche beide Arten von Fibrillen erzeugen. Da die Intercellularsubstanz sich durch Wachstum zu vermehren vermag, so kann man sie nicht gut als leblos bezeichnen, vielmehr wird man nicht irre gehen, wenn man derselben im beschränkten Masse verschiedene Eigenschaften einer lebenden organischen Substanz wie den Stoffwechsel und Vermehrung zuerteilt. Ähnliche Verhältnisse finden sich bei den verschiedenen Knorpelarten und beim Knochen, wenn vielleicht die Sachlage hier noch etwas verwickelter erscheinen mag.

Auch in den Epithelien vermögen wir aufs Deutlichste parablastische Bildungen zu unterscheiden. Hierzu rechne ich in erster Linie die Fasern der Zellen der Epidermis, welche dieser die hohe Druck- und Zugfähigkeit verleihen. Auch hier bleibt stets eine kleine Binnenportion um den Kern herum frei von Fasern und ist als Markteil oder Protoblast anzusprechen. Wahrscheinlich sind hierzu auch die jüngst von M. Heidenhain in den Cylinderepithelzellen des Dünndarmes beschriebenen Fadenbündel zu rechnen. Für die Drüsenzellen gilt Ähnliches. Auch hier haben wir in der Regel einen parablastischen Zellteil von einem den Kern umgebenden Markteil zu unterscheiden. So ist bekannt, dass an den Zellen der Milchdrüse, der Knäueldrüsen der Haut die Rindenteile bei der Sekretion mit abgestossen werden. Bei den Talgdrüsen der Haut wandelt sich der ganze Protoblast in ein Parablast um, ähnlich wie bei roten Blutkörperchen des Menschen, und es wird die ganze Zelle abgestossen. Bei den grossen Schleimdrüsen gewisser Tiere ist aufs Schärfste ein Markteil und ein Rindenteil zu unterscheiden.

Die Sekretion geht hier so vor sich, dass der Rindenteil, welcher aus dem Markteil, entsprechend der Theka der Becherzellen, herauswuchert, zunächst vakuolisiert wird und in diese Vakuolen die mucigenen Substanzen sich wahrscheinlich durch echte Sekretion bilden. Diese Vorstufe wird dann in Mucin umgewandelt und dann wird der ganze mit Mucin angefüllte Rindenteil abgestossen. Aus dem restierenden Markteil bildet sich regenerierend wieder der Rindenteil. Der Vorgang ist also thatsächlich anders als ihn die Autoren bisher an ungünsterigen Objekten beschrieben haben. Eine Parallele dieser Art der Drüsensekretion mit der Produktion der Intercellularsubstanz des Bindegewebes zu ziehen, liegt nahe, doch scheint mir die Ähnlichkeit nicht im Sekretionsvorgange zu bestehen, sondern darin, dass sich die Zelle in einen Markteil und einen Rindenteil differenziert und dann dieser letztere sich vom ersteren mehr emanzipiert, vielleicht auch beim Bindegewebe sich ganz von ihm trennt und jetzt selbständig weiter lebt.

Ein weiteres Beispiel der parablastischen Bildung bietet das Muskelgewebe. Die quer gestreifte Muskelfaser stellt mit ihren zahlreichen Kernen und dem sie umgebenden nicht differenziertem Plasma, den Markteil der Zelle, den Protoblast, der hier nur in verschiedene kleinere nicht abgrenzbare Territorien zerfällt, jedes mit einem Kern versehen, dar. Die erste wahrnehmbare Struktur im Zellenleib der Muskelfaser ist ein äusserst feines, schwierig fixier- und färbbares Netzwerk, wie ich es wiederholt an den Muskeln der Salamanderlarve zu beobachten Gelegenheit gehabt habe. Die in der Richtung der späteren Fibrillen liegenden Fäden treten zuerst deutlicher hervor, während die Querverbindungen feiner bleiben, sodass auf diesen Stadien das Protoplasma den Anblick gewährt, als ob eine ganze Reihe von Strickleitern neben einander lägen, in deren Netzknoten zuerst stärker färbbare Mikrosomen sichtbar werden, die späteren doppeltbrechenden Elemente. Sehr plötzlich muss dann, wohl durch die Funktion beschleunigt, die spätere Muskelfibrille sich aus den Längsfasern der Strickleiterstruktur entwickeln, denn es ist sehr schwierig zwischen den oft neben und an einander liegenden Bildern der Fibrillen und der Strickleiterstrukturen die Übergänge zu erhaschen. Es giebt zwar Mikroskopiker, welche die fibrilläre Struktur der quergestreiften Muskel leugnen, und als das Wesentliche das Sarkoplasma ansehen doch ist diese Ansicht kaum haltbar. M. Heidenhain hat kürzlich in einer vortrefflichen Zusammenstellung der ausgedehnten Muskellitteratur hervorgehoben, dass allein die fibrilläre Struktur den physiologischen Erfordernissen entspricht, da die Struktur mit der Funktion im Einklang stehen muss, aber als Grundbedingung für eine geordnete Kontraktion in bestimmter Richtung, eine Anordnung angesehen werden müsse, bei der sich die kleinsten kontraktilen Teilchen parallel zur Richtung der Kontraktion anordnen. Da nun bei der Sehne und den Knochen Spannkräfte in der gleichen Weise gestaltenden Einfluss ausüben, dass sie sich in der Richtung der Kraft fibrillär differenzieren, so ist dies allgemein gestaltende Prinzip mit Wahrscheinlichkeit auch auf die Muskeln anzuwenden, nur so, dass die „Muskelfibrille“ der Autoren, wie wir schon bei Besprechung der molekularen Strukturen erwähnten, in dem gewöhnlichen Sinne unauffindbar ist. Denn man kommt weder durch Längsspaltung noch durch Auflösung der Querschnittsbilder der Cohnheimschen Felderung mit unserem stärksten System zu der gesuchten Endfibrille, sodass dieselbe notwendig in der molekularen Struktur, also der Metastruktur, erst gedacht werden muss. Die lineare Anordnung der kontraktilen Moleküle, welche den Theorien der Muskelthätigkeit zu Grunde gelegt werden müssen (Inotagmenreihe) und welche die fibrillären Einheiten nach M. Heidenhain darstellen, gruppieren sich zu Bündeln verschiedener

Ordnung, die ihrerseits die histologischen „Fibrillen“ und „Säulchen“ ausmachen. Diese faserförmigen Differenzierungen der Muskelsubstanz entsprechen der Kontraktilität und der Spannung in der Längsrichtung, während die Grund- und Mittelmembranen den mechanischen Bedingungen der Querspannung bei der Kontraktion, sowie der Aufrechterhaltung der Lage der Teile entsprechen. Nach M. Heidenhain liegt die spezifische Substanz in den Wänden ausserordentlich feiner Waben, welche eine Längsverbindung der Fibrillen darstellen, welche als eine Hülfskonstruktion aufgefasst werden muss, ohne welche eine Struktur mit typisch längs- und quergerichteten Differenzierungen nach M. Heidenhain nicht entwickelt werden kann. Waben und Fibrillen der Muskelsubstanz entstehen nach diesem Autor gleichzeitig und sind beide zuerst auf molekularem Gebiet vorgebildet, um erst später durch allmähliches Wachstum die Grenze des miskroskopisch Sichtbaren zu überschreiten. Dabei stellt die Differenzierung der Muskelsubstanz sich so dar, dass die zwischen den Fibrillen liegende Matrix nicht sofort ein mit dem Sarkoplasma der Autoren identische Materie zu sein braucht, vielmehr nimmt M. Heidenhain an, dass der Übergang der sarkoplasmatischen Substanz in die interfibrilläre ein sehr allmählicher ist. Über die Querverbindungen der Fibrillen führt der genannte Autor noch weiter aus, dass einem allgemeinen Strukturprinzip entsprechend parallel gerichtete Längsfaserzüge von ähnlichen Systemen senkrecht überkreuzt werden. M. Heidenhain erinnert dabei an das Verhalten der Aponeurosen und Fascien und vor allem an die Spongiosa der Knochen mit ihren sich senkrecht überkreuzenden Knochenbälkchen. Derartige Querverbindungen finden sich auch nach M. Heidenhain an den parallellaufenden Fibrillen der Darmepithelzellen. Ich möchte hier auf meine oben erwähnten Befunde bei der Entwickelung der Fibrillen hinweisen.

Die Muskelfibrillen stellen demgemäss die parablastischen Bildungen dar und zwar hat man sie im Gegensatz zu den Bindegewebsfibrillen als aktive Parablasten bezeichnet, eine Unterscheidung, die vielleicht nicht ganz durchführbar ist.

Schliesslich lassen sich Proto- und Parablasten, Mark- und Rindenteil auch an den Nervenzellen mit ihren Ausläufern unterscheiden, wie auch am Stützgewebe des nervösen Centralorgans und der Retina, der Neuroglia. Um mit letzterem zu beginnen, so besteht dasselbe, nach meiner Auffassung wenigstens, zunächst aus Zellen, die man mit der Golgischen Methode silhouettenhaft darstellen kann, und deren eigentümliche Form ihnen den Namen Kurz- und Langstrahler eingetragen hat. In diesen protoplasmatischen strahlenförmigen Ausläufern verlaufen, wenigstens beim erwachsenen Säugetiere, als Diffenzierungsprodukte gröbere und feine Fibrillen, welche man z. B. mit der Wei-

gertschen Färbung nachweisen kann, während nur ein ganz geringer Teil des Zelleibs um den Kern herum frei bleibt. Diese letztere Partie der Neurogliazelle ist nach meiner Auffassung der Markteil, der Protoblast, während der Rest mit den Ausläufern den Rindenteil darstellen. In diesem Rindenteil, der hier nur eine auffallende Form angenommen hat, liegen also als parablastische Bildungen die Neurogliafibrillen. Es kann nun unter Umständen dieser Rindenteil sich emancipieren von der Zelle, ähnlich wie beim Bindegewebe und auf die Weise nach Schwund des protoplasmatischen Restes der Ausläufer kann es zur Bildung freier Neurogliafibrillen kommen. Diese Fibrillen gehen höchstwahrscheinlich oft durch mehrere Zellen hindurch, während das Protoplasma der Zell-

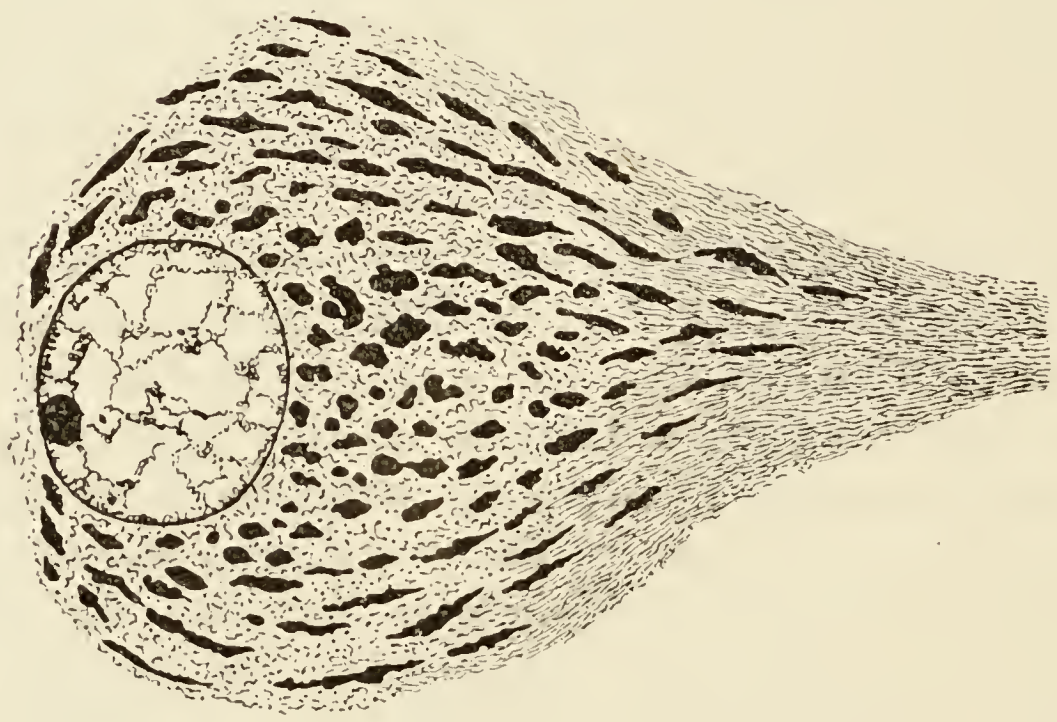


Fig. 39.

Ganglienzelle nach W. Flemming. Kernhaltiger, protoblastischer Markteil. Rechts die parablastischen Fibrillen des Nervenfortsatzes. Die schwarzen Flecke stellen die Tigroidsubstanz dar, wahrscheinlich parablastische Bildungen.

ausläufer, in denen zunächst die Fibrillen liegen, ihrerseits entweder gar nicht oder höchst selten im Zusammenhang stehen. Dagegen haben sie bei der Teilung der Zellen natürlich im Zusammenhang gestanden. Dass es thatsächlich freie, von dem protoplasmatischen Teil der Zelle emanzipierte Neurogliafibrillen giebt, beweist ihr überaus zahlreiches Vorkommen zwischen den Stäbchen und Zapfen der Retina, wo ich sie wiederholt durch scharfe Färbungen darstellen konnte, während es bisher noch niemandem gelungen ist über die Membrana limitans hinaus mit der Golgischen Methode, ausser den ganz kurzen Fasern, welche hürdenförmig die Basen der Stäbchen und Zapfen umfassen und als „Faserkörbe“ bezeichnet werden, Ausläufer der Stützzellen der Retina, welche ja den Neurogliazellen entsprechen, darzustellen.

Die Nervenzellen, die ja Vettern der Neurogliazellen sind, lassen

sich ebenfalls in einen protoblastischen und einen parablastischen Teil analysieren. Der Kern mit seiner nächsten Umgebung stellt den Markteil dar, er ist frei von Flemming-Nisslschen Körnern. Der Rindenteil zeigt letztere und setzt sich fort in den Nervenfortsatz und die Dendriten. Der Nervenfortsatz zeigt nun als spezifisch parablastische Bildungen die Nervenfibrillen, welche sich bekanntlich bis in die Nervenzelle hinein verfolgen lassen, wo sie teilweise hindurch bis in die Dendriten ziehen, teilweise in einem Netzwerk endigen. Sie liegen in dem Nervenfortsatz in geringer Menge protoplasmatischer Substanz, dem Neuroplasma. Da sich höchstwahrscheinlich diese Substanz allein mit der Golgischen Methode färbt, so gilt die Neurontheorie, welche besagt, dass Nervenzelle mit den Dendriten einerseits, mit dem Nervenfortsatz anderseits ein abgeschlossenes Individuum darstellt, aber nur für diese Teile. Wenn daher nach neueren Untersuchungen Nervenfibrillen dargestellt werden konnten, die von einem Neuron aufs andere übergehen, so bildet diese Erkenntnis eine Erweiterung der Neuronlehre, keine Entthronung derselben. Denn was die Golgische Methode vom Nervenfortsatz und den Dendriten darstellt, ist offenbar der protoplasmatische Teil, an den die eigentlichen Lebensvorgänge der Zelle (Assimilation u. s. w.) gebunden ist, während die spezifischen parablastischen Bildungen in den Nervenfibrillen zu suchen sind, die natürlich auch als lebend, aber doch nur in beschränktem Sinne gedacht werden müssen, und welche die leitenden Teile darstellen. Diese Nervenfibrillen sind bekanntlich nicht ganz leicht darzustellen, sie sind offenbar höchst empfindliche Bildungen, ähnlich wie die feinen Fibrillen im Protoplasma der lebenden Pflanzenzelle, deren Entstehen und Vergehen unter dem Mikroskop, wie wir gesehen haben, verfolgbar ist. Vielleicht können sich auch die Nervenfibrillen wie bei der Pflanzenzelle je nach Bedürfnis für kürzere oder längere Zeit ausbilden, und so an den Berührungsstellen zweier Neurone sich teilweise als durchgehende Leitungsbahnen entwickeln, doch wissen wir darüber bisher nichts Genaueres. Wie die Muskelfibrillen hat man auch die Nervenfibrillen als aktive parablastische Bildungen angesprochen. Ihnen wären dann die Neurogliafibrillen als passive Parablasten gegenüberzustellen. Doch erscheint mir eine derartige Unterscheidung vor der Hand nicht scharf durchführbar, denn eine Neurogliafibrille oder eine Rindegewebsfibrille, welche gedehnt wird, dürfte doch vielleicht nicht ganz einem gespannten, rein passiv sich verhaltenden Zwirnsfaden entsprechen.

Es lässt sich also auf Grund der Ausführungen von Koellikers und von Kupffers an den meisten differenzierten Zellenarten eine Unterscheidung zwischen Protoblasten und Parablasten durchführen. Parablastischen Bildungen werden wir gerade als organische Maschinen-

teile aufzufassen haben, die vermöge ihrer spezifischen Struktur bald mehr einem chemischen Apparat (rote Blutkörperchen, Drüsenzellen), bald mehr einem physikalischen Apparat (Rindegewebe, Muskeln, Nerven, Neuroglia) entsprechen. Wie jede Maschine und jeder Maschinenteil eine bestimmte zweckmässige Konstruktion hat, dem eine bestimmte Idee zu Grunde liegt, und welche die energetischen Kräfte in eine bestimmte Richtung bringt, so müssen auch diese parablastischen Bildungen eine bestimmte Struktur haben, durch die die energetischen Kräfte gelenkt werden; dieser Struktur liegt natürlich auch hier eine bestimmte Idee zu Grunde, die mit den Energien operiert, aber selbst nicht dem Erhaltungsgesetz unterworfen ist, denn nach der Zerstörung einer Nervenfibrille oder einer Muskelfibrille ist die Struktur für immer dahin, die Energien aber bleiben, wenn sie auch alsbald andere Formen annehmen. Fragen wir uns nun, woher wird dem Baumaterial in der Muskelfibrille u. s. w. die planvolle Maschinenstruktur erteilt, so bleibt nichts anderes übrig, als diese Kunst dem protoplasmatischen Zellteil insbesondere dem Markteil der Zelle zuzuerkennen. Wenn wir aber in den beschriebenen parablastischen Bildungen einen intelligent konstruierten Maschinenteil haben, so liegt es auf der Hand, dass diese immanente Intelligenz der parablastischen Bildungen diesen transcendent vom Markteil der Zelle übertragen sein muss. Daraus folgt aber, dass dieser Markteil der Zelle selbst Intelligenz besitzen muss, die wir uns zunächst als unbewusste Intelligenz oder als Instinkt vorzustellen haben.

Wir werden andererseits weiter unten sehen, dass z. B. gröbere Bindengewebs- und Knochenstrukturen wesentlich funktionell sich ausbilden, durch den von aussen auf sie wirkenden stärksten Zug und Druck entsprechend sich entwickeln. Dieser Einfluss der Aussenwelt ist ganz zweifellos und mit mathematischer Exaktheit geführt worden. Für die Differenzierung der Zelle kommt hierbei in Betracht, dass also ein äusserer Einfluss, wie Druck oder Zug der zunächst auf die schon in bestimmter Richtung differenzierten Teile wirkt durch Vermittelung dieser auf den Protoblasten, den Markteil der Zelle, so wirkt, dass dieser nicht nur zur Thätigkeit, zur Bildung von protoblastischer Substanz angereizt wird, sondern auch zugleich so, dass diese Ausbildung protoblastischer Substanz in ganz bestimmter Richtung erfolgt. Zugleich sehen wir, dass die Thätigkeit des protoblastischen Teils der Zelle jedesmal unweigerlich erfolgt, wenn von aussen die Anregung dazu kommt und zwar stets in ein und demselben spezifischen Sinne, d. h. also eine Gruppe von Knochenzellen, oder Osteoblasten oder eine Gruppe von Bindegewebszellen liefert auf Druck oder Zug jedesmal Knochen oder Bindegewebe, niemals etwas anderes. Der Markteil der betreffenden

Zellen ist so spezifisch auf die Erzeugung ganz bestimmter Maschinenteile eingestellt, dass es jedenfalls erst einer durchgreifenden Umorganisation bedarf, falls diese Markteile der Zellen auch nur verwandte Maschinenkonstruktionen bauen können. Wenn derartige Metaplasien überhaupt möglich sind, so gehen ihnen jedenfalls erst weitgehende Umdifferenzierungen voraus.

Man kann die Thätigkeit der Markteile der Zellen mit der Thätigkeit einer Spinne vergleichen, welche ihr Netz kunstvoll aufbaut oder mit einer Seidenraupe, die ihren Cocon spinnt. Spinne, Seidenraupe und Markteil einer Bindegewebszelle oder einer Muskelzelle besitzen unbewusste Intelligenz oder Instinkt, aber während beide erstere nicht ohne weiteres auf äussere Reize ihre Werke schaffen, sondern eine gewisse Freiheit haben, ist dies beim Markteil der betreffenden Zellen anders, sie müssen unter gewissen äusseren Bedingungen stets ihr Produkt anfertigen. Andrerseits ist das Produkt der Spinne und der Seidenraupe sicherlich ohne Leben und gehört ins Bereich des Anorganischen, wie eine von Menschen gebaute Maschine nur dadurch sich von anorganischen Materien unterscheidet, dass die betreffende Materie von einer Idee beherrscht wird, die die Spinne oder der Mensch in sie hineingelegt hat. Letzteres ist auch bei den Bindegewebsfibrillen oder der Knochensubstanz der Fall, aber ausserdem müssen wir diesen noch, wenn auch nur in beschränktem Masse, ein Lebendigsein zuerkennen.

Höchst wunderbar ist aber dabei, dass die einzelnen Markteile der Zellen und wiederum Gruppen von Markteilen nicht nur jede isoliert für sich allein in bestimmter Richtung thätig ist, sondern, dass sie sich sozusagen gegenseitig in die Hand arbeiten, sodass die Summe ihrer Thätigkeit einer gemeinsamen höheren Idee integriert erscheint. Und zwar arbeiten in diesem Sinne nicht nur Zellen derselben Art zusammen, sondern auch Zellen sehr verschiedener Sorte, um ein Organ zur Ausgestaltung zu bringen. Ein Kugelgelenk, wie unser Schultergelenk, ist zweifelsohne eine Maschine, der eine bestimmte Idee zu Grunde liegt. An seiner Entstehung arbeiten nun nicht bloss die Zellen des Gelenkknorpels, sondern auch die Knochenzellen, die Zellen der Muskel, die Zellen der Gelenkkapsel, der Blutgefässe, Nerven u. s. w. Wenn auch, wie wir jetzt wissen, der Ansatz der Muskeln an den Knochenenden die Richtung der Schleifflächen und damit die Gestalt des Gelenkes bestimmt, so muss doch die Anlage schon in den Markteilen der betreffenden Gewebe stecken oder wie wir uns ausdrücken, auf einer erblichen Anlage beruhen. Es scheint mir unzweifelhaft, dass nicht nur die einzelnen Zellen und Zellgruppen des betreffenden Gewebes eine unbewusste Intelligenz, einen Instinkt besitzen müssen, dafür was sie zu thun, was sie zu unterlassen haben, damit die Generalidee richtig

ausgeführt wird, sondern sie müssen auch gegenseitig fühlen, was gerade an der Zeit und dem Orte nach geschehen muss, ihre Intelligenz steht also unter gegenseitigem Einfluss. Dazu kommt noch hier, dass dies Wirken der Markteile der einzelnen Zellarten und ihre Gruppen in jedem Augenblick unverzüglich und gleichsam ohne Widerspruch geschieht, also jede mit Notwendigkeit ihr betreffendes Pensum erledigen muss, soll anders die Generalidee exakt zur Ausführung kommen. Überlegt man die Frage nach den im Markteil der Zelle ihren Sitz habenden intelligenten Kräften weiter, so wird man, wenn man sich erst an die betreffenden Auffassung gewöhnt hat, bald gar nichts Auffallendes in dieser Deutung finden, denn alles was im Tier, im Menschen steckt, muss doch auch in ihren Zellen stecken. Ist es aber für uns unzweifelhaft, dass das Tier und der Mensch bewusste Intelligenz besitzt, so dürfte diese eben als unbewusste Intelligenz als Instinkt in den tierischen und menschlichen Zellen zu finden sein. Wenn aber eine so hervorragende Eigenschaft einer Art von Zellen, den Ganglienzellen, zuerkannt werden darf, so wäre es geradezu absurd diese Eigenschaft ihren Eltern, Grosseltern und Vettern absprechen zu wollen, sodass wir zu dem Schluss kommen, dass allen lebenskräftigen Zellen und speziell ihrem Markteil oder Protoblasten unbewusste Intelligenz oder Instinkt vindiciert werden muss.

Die unbewusste Intelligenz, wie wir sie von den Instinkten der Tiere her kennen, hat im Gegensatz zur bewussten Intelligenz bekanntlich die charakteristische Eigenschaft, dass sie niemals zaudert oder zweifelt, sondern mit absoluter Sicherheit stets von vornherein das Richtige will. Man hat bekanntlich die Instinkte auf Vererbung zurückgeführt und gemeint, dass gewisse Gedächtnisbilder vererbbar seien. Das ist natürlich eine Hypothese, die manches für sich hat, die aber Mechanismen von unvorstellbarer Feinheit voraussetzt, Mechanismen, die doch wohl nur von Dominanten beherrscht werden könnten. Aber fassen wir die Instinkte auf, wie wir wollen, ich glaube kaum, dass wir darüber wegkommen, den Zellen, speziell den Protoblasten Instinkte zuschreiben zu müssen. Denn wenn wir auch die wunderbaren Thätigkeiten der Zellen bei der Differenzierung der Gewebe auf energetische Kräfte zurückführen wollen, so müssen wir eben diesen Kräften so unvorstellbare Eigenschaften, die bisher den Chemikern und Physikern entgangen wären, beilegen, dass es einfacher und plausibler erscheint, den Zellen der Organismen gleich direkt intelligente Oberkräfte zuzuschreiben. Das eine wie das andere wäre für uns in letzter Instanz unbegreifbar, aber die durch Abstraktion gewonnene Dominantenlehre macht uns eben sehr viele Dinge im Reich der Organismen verständlicher.

Zellverbindungen.

Die Zellentheorie, wie sie seit Schwanns Zeiten in erster Linie auf einer analytischen Zerfällung der Organe und Gewebe in Elementarorganismen und damit also auf einer Vervielfältigung beruht, bedarf einer synthetischen Ergänzung, und damit einer Vereinfachung, denn wir haben es in unserm Körper wie bei allen Metazoen, nur ausnahmsweise mit einzelnen Zellen (Leukocyten) zu thun, in der Hauptsache handelt es sich stets um Zellkomplexe, um Zellverbände, deren einzelne Elemente isoliert höchstens auf kurze Zeit unter günstigen Bedingungen zu überleben und nur höchst unvollkommen zu funktionieren vermögen.

Wir haben früher als allgemeine Zelleigenschaft den von W. Roux genauer an Furchungszellen untersuchten Cytotropismus kennen gelernt, eine Wirkungsweise, welche darin besteht, dass gewisse Zellen, wenn sie sich in geringem Abstande von einander befinden, sich geraden Wegs einander bis zur Berührung nähern. Diese Wirkungsweise ist eine Unterart der Zellenordnung, welche W. Roux als Cytotaxis bezeichnet und zu der auch die selbstthätige Zellentrennung, der Cytochorismus, gehört, welche als erstes sichtbares Zeichen des Absterbens junger embryonaler Epithelzellen aufzutreten pflegt. Diese eigentümliche Reaktion, welche mit einer Abrundung der Zellen zu Kugeln verbunden ist, sodass die Oberfläche des betreffenden Gebildes Ähnlichkeit mit einer Himbeere bekommt, nannte Roux Framboisia. Diese wichtige Erscheinung, die Lösung des epithelialen Verbandes beim Absterben lässt sich hervorrufen durch elektrische Durchströmung, sowie durch Einwirkung zu starker Chemikalien. Diese Zelltrennung im Beginn des Absterbens beweist schon indirekt hinlänglich, dass die epithelialen Zellen untereinander durch besondere uns in ihrem Wesen freilich unbekannte Mechanismen verbunden werden, die beim Beginn des Absterbens durch entgegenwirkende Kraft aufgehoben werden. Dieser bei den Epithelzellen auch des erwachsenen Menschen zu beobachtende Cytotropismus, wobei sich dieselben normalerweise ausgedehnt flächenhaft zusammenfügen, wird von Kromayer sehr passend als Epitheliophilie der Epithelzellen bezeichnet. Da die Epithelzellen aber auch Neigung haben, sich mit anderen Zellen, z. B. Bindegewebszellen zu verbinden (Desmotropismus) und diese Verbindung auch bei einer flächenhaften Zusammenlegung (Cytarme) erfolgt, so fasst man diese beiden Wirkungsweisen als Desmophilie der Epithelien zusammen. Wir können also sprechen von einer Homophilie des Epithels zum Bindegewebe. Ähnliche Erscheinungen sind uns vom Nervengewebe bekannt, in dem die motorischen Nervenzellen die Neigung haben, sich mit Muskelzellen in Verbindung zu setzen, die sensiblen Nervenzellen dagegen mit Epithelzellen oder Bindegewebs-

zellen. W. Roux unterscheidet daher drei Allophilien des Nervengewebes. Erstens diejenige zum Epithelialgewebe als Neuro-Epitheliophilie, zweitens die zum Bindegewebe als Neuro-Desmophilie, drittens die zum Muskelgewebe als Neuro-Myophilie. So kann man demnach von einer Epitheliophilie, Desmophilie und Myophilie der betreffenden Nervenzellen, respektive ihres Nervenfortsatzes sprechen.

Diese eigentümlichen Eigenschaften sind, das liegt auf der Hand, für die Bildung von Zellverbänden und weiterhin von Organen von ausserordentlicher Bedeutung und spielen bei der Entwickelung offenbar eine hervorragende Rolle, indem die Zellen des Organismus zu einander in innige Beziehung treten und in den Stand gesetzt werden, Wirkungen aufeinander auszuüben. Ausserdem treten die einzelnen Zellen dadurch aber auch in Abhängigkeit vom Gesamtorganismus. In erster Linie ist dabei an eine unmittelbare Fortpflanzung des Reizes von einer Zelle auf die andere zu denken, wie wir das von den Nervenzellen auf die Muskelzellen, von Flimmerzellen u. s. w. wissen. Ausser diesen durch die innige Berührung der Zellen auf dem Wege des Kontaktes erzielte Beeinflussung giebt es aber noch einen direkten Zusammenhang von Zellen, nämlich die sogenannten Protoplasmaverbindungen oder Protoplasmabrücken, welche zwischen manchen Zellen mit Sicherheit nachgewiesen werden konnten und welche den Botaniker J. Sachs sogar zu der Auffassung veranlasst haben, den Organismus als einen einheitlichen Protoplasmakörper anzusehen, in welchem die Kerne als Mittelpunkt des Stoff- und Kraftwechsels eingebettet liegen, sodass sich die multicellulären Pflanzen von der unicellulären nur dadurch unterscheiden sollen, dass in ersteren das Protoplasma von zahlreichen sieb- oder gitterartig durchbrochenen Platten durchsetzt wird, während bei letzteren das Protoplasma ungekammert bleibt. Diese Anschauung schiesst aber offenbar über das Ziel hinaus, denn es kann kein Zweifel sein, dass viele Zellen, Leukocyten, Muskelfasern, ein selbständiges Leben führen, auch spricht dagegen die Selbständigkeit, welche uns bei allen Zellen während der Teilung entgegentritt. Thatsächlich ist bei den Pflanzen der allerdings eine besondere Technik erfordernde Nachweis geführt, dass der protoplasmatische Inhalt der von einer Cellulosemembran umgebenen Zellen durch feine Protoplasmadafäden, welche durch präformierte Poren der Cellulosewand hindurchgehen, in Verbindung steht. Diese Zellverbindungen dienen dazu, die Nervenverbindungen in den Organen der höheren Tiere zu ersetzen, durch sie vermag ein Teil der Pflanze dem andern seine Empfindungen mitzuteilen. Aber sie können auch dem Stofftransport dienen, wie Barfurth dies an den Zellbrücken des Zwiebelhäutchens direkt beobachten konnte.

Bei den Säugetieren sind seit lange die Verbindungen der Zellen des Bindegewebes und der Bindesubstanz bekannt. Die sternförmigen feinen Zellen des Bindegewebes stehen mit ihren Ausläufern in Verbindung, wie das an Gallertgeweben, den Hornhautkörperchen und dem adenoiden Gewebe etc. als hinreichend bekannt vorausgesetzt werden darf. Ebenso stehen die Knochenkörperchen und die Odontoplasten in anastomotischem Zusammenhang, während die Knorpelzellen eines solchen beim Menschen zu entbehren scheinen.

Auch die Epithelzellen haben vielleicht alle derartige Verbindungen. Besonders auffallend und deutlich sind die protoplasmatischen Verbindungen zwischen den Zellen der Keimschicht (Rete Malpighi), der äusseren Haut und der Schleimhaut der Mundhöhle. Hier bilden sie allseitige Brücken zwischen den Epithelzellen, sodass in der That die ganze unverhornte, die Cutis überziehende Epithelschicht als eine einheitliche Protoplasmamasse angesehen werden kann, in der jeder Zelle entsprechend ein Kern liegt. Diese Brücken lassen sich mit besonderen Methoden differenzierend färben und dann zeigt sich, dass es Teile protoplasmatischer Fibrillen sind, die den Zellleib durchsetzen, zuweilen auch eine oder mehrere Zellen überspringen können und jedenfalls dem Fadengerüst Flemmings zuzurechnen sind. Nur ein Teil des Zellleibes um den Kern herum bleibt frei von diesen Strukturen. Besonders ausgeprägt sind diese Fibrillen in dem unteren noch weichen Wurzelteil des Haarschaftes, wo sie der Achse des Haars parallel verlaufen. Dieselben verhornen bekanntlich weiter nach aussen und verleihen dem Haar die bekannte Zugfestigkeit. Wir werden später sehen, dass diese Fibrillen der Epidermis nichts anderes als funktionelle Strukturen sind, sodass es demnach noch fraglich erscheinen kann, ob man sie im ausgebildeten Zustande den Protoplasmabrücken im strengen Sinne zuzurechnen hat.

In der beistehenden Abbildung (Fig. 40) nach Flemming vom Kiemenblattepithel der Salamanderlarve überblickt man die Zellbrücken mit den zwischen ihnen liegenden Zelllücken, in denen zwei Wanderzellen sich befinden.

Derartige mehr oder weniger deutlich ausgeprägte Zellverbindungen der Epithelien sind an den Epithelien der Mundschleimhaut, des Dünndarms, des Uterus u. s. w. nachgewiesen worden. Ich selbst sah sie kürzlich in ausgezeichneter Weise an der Epithelscheide der Zahnwurzel während der Entwickelung des Zahns. Bei den Epithelzellen mit Einschluss der Drüsen steht demnach die Frage der Zellbrücken so, dass man berechtigt ist, im allgemeinen für alle Arten der Epithelien derartige Verbindungen anzunehmen und ist nur dann ihr Nichtvorhandensein zuzugeben, wenn der bestimmte Nachweis ihrer Unmöglichkeit erbracht

ist. Die Nothwendigkeit ihres Vorhandenseins leuchtet besonders ein bei dem Epithel des Dünndarms. Hier geschieht der Ersatz der Zellen stets im Grunde der Lieberkühnschen Krypten durch Mitose, während im Bereich der Zotten sich niemals mitotische Teilungen vorfinden. Fallen aber hier Zellen durch Absterben aus oder ist sonst ein Ersatz nothwendig, so können die benachbarten Zellen durch die Leitung der Zellbrücken aufs Beste das Bedürfnis den Zellen im Grunde der Krypten mitteilen, die dann das Bedürfnis befriedigen. Ähnlich werden die Verhältnisse in der Epithelscheide des Zahns u. s. w. liegen. Doch nicht

Fig. 40.

Zellbrücken zwischen den Epidermiszellen der Salamanderlarve nach Flemming. *l* Wanderzelle in den Zelllücken, *l'* Wanderzelle in Mitose.

nur beim Ersatz von abgängigen Zellen spielen diese Brücken eine Rolle, sondern durch die intimen Nachbarschaftswirkungen können Reize aller möglichen Art sich ausbreiten, die an einer früher angenommenen, nicht lebenden „Kittsubstanz“ zwischen den Zellen somit ihren Halt machen müssten.

Auch an den glatten Muskelfasern haben Barfurth und andere feine Protoplasmaverbindungen nachgewiesen, wie sie in sehr ausgeprägtem Masse als dicke Anastomosen bei den Herzmuskelzellen seit lange bekannt sind. Neuerdings sind diese Verbindungen der glatten Muskelfasern als feine Bindegewebsfasern aufgefasst worden. Allein

soweit ich sehe, kommt eben beides vor, einmal finden sich direkte Verbindungen der glatten Muskelzellen und sodann ein sehr entwickeltes System feinster Bindegewebsbildungen in den Lücken zwischen den Zellen, welche wie es scheint, auch eine Art Scheide an die Muskelfasern bilden, die dann durchsetzt werden von den Zellbrücken. Beide Bildungen mögen wohl öfters mit einander verwechselt sein.

Schliesslich sind auch mehrfach an gewissen Stellen protoplasmatische Verbindungen zwischen Zellen verschiedener Gewebsformen, so z. B. zwischen Epithel- und Bindegewebszellen und zwischen diesen und glatten Muskelzellen nachgewiesen worden.

Die Bedeutung derartiger direkter Zellverbindungen liegt auf der Hand. Ausser der Fortpflanzung von Reizen und Mitteilung der Empfindung einer oder mehrerer Zellen auf ganze Organe, ja den ganzen Körper, können diese Protoplasmabahnen auch zum Stofftransport dienen,. Es wird also der Nachteil, den eine Zusammensetzung der Organe aus kleinsten Elementarteilchen mit sich bringt, durch diese Einrichtungen wieder ausgeglichen, wozu dann noch die Nervenverbindungen als höhere Form der Zellverbindungen und der durch die Cirkulation der Säfte im Organismus ermöglichte wechselseitige Stoffverkehr hinzukommen. Alle Vorteile aber, welche die Abgrenzung der Organe und Gewebe in einzelnen Zellen gewährt, bleiben vollständig erhalten, dazu gehört die relative Selbständigkeit der einzelnen Elementarorganismen, die Fähigkeit mannigfachster Differenzierungen und verschiedenartiger Strukturen, die vergrösserte Oberflächenentwickelung, die bestimmte Lokalisation der Zellkerne, die erleichterte Ausschaltung eines schadhaft oder zu alt gewordenen Elements und die Einfachheit seines Ersatzes. Alles dies sind günstige Verhältnisse, die der zellige Verband mit sich bringt, während eine vielkernige, ungegliederte Protoplasmamasse, wie wir sie in einem Syncytium finden, aller dieser Vorteile entbehrt, die für die Entwickelung und die Erhaltung vollkommener Individuen notwendig erscheinen.

Funktionelle Anpassung.

Unter funktioneller Anpassung ist nach W. Roux zu verstehen die Anpassung der Organe eines Lebewesens an die Funktion, durch Ausübung derselben. Diese Anpassung besteht in einer solchen Veränderung, die die Dauerfähigkeit der betreffenden Lebewesen grösser macht, als sie unter denselben Umständen ohne diese Änderung sein würde. Die funktionelle Anpassung erstreckt sich auf die Grösse, Gestalt, Struktur und Qualität der Organe, wobei aber das Wesentliche stets die Erhöhung der Dauerfähigkeit ausmacht, wodurch nach Roux

höchst zweckmässige innere Einrichtungen unseres Körpers in gewisser Beziehung ihre Erklärung finden, während durch das Darwinsche Prinzip der Selektion, verbunden mit dem Prinzip der Variabilität der Organismen, die Entstehungsweise dieser zweckmässigen inneren Einrichtungen nicht in genügender Weise aufgeklärt werden konnte. Im folgenden werde ich mich an die Darstellung von Roux halten, der neben Lamarck, der das Prinzip der Wirkung des Gebrauches und Nichtgebrauches aufstellte, als der wissenschaftliche Begründer der Lehre von der funktionellen Anpassung anzusehen ist, allerdings mit dem Vorbehalt, dass ich die mechanische Erklärung des Zweckmässigen nicht als eine vollständige anzusehen vermag, aus Gründen, die weiter unten erörtert werden sollen, indem ein dabei wesentlich beteiligter Faktor, der in den Zellen, respektive deren Markteil oder den Protoblasten derselben steckt, für uns mechanisch unerklärbar bleibt und gerade dieser unbekannte Faktor dürfte für die Entstehung zweckmässiger Strukturen schliesslich doch auch ausschlaggebend sein. Immerhin ist das was wir durch Roux über die Entstehung der zweckmässigen Strukturen auf dem Wege der funktionellen Anpassung kennen gelernt haben, so ausserordentlich wichtig und in so vorzüglicher Weise durchgearbeitet, dass dies Kapitel als eines der bestbegründeten der allgemeinen Anatomie erscheint.

Der Umfang der funktionellen Anpassungen ist ein ganz ausserordentlich grosser und erstreckt sich auf alle Organe und Gewebe unseres Körpers, sodass auch unsere geistigen Fähigkeiten in dieses Gebiet gehören, denn die Fähigkeit der funktionellen Anpassung ist geradezu als die Vorbedingung für alles das, was wir körperlich und geistig lernen, also der ganzen Kultur anzusehen; unser Gehirn ist, entgegen der Kant-Schopenhauerschen Lehre, der Aussenwelt funktionell angepasst, sowohl in der Aufnahme der Sinneseindrücke, als auch der Verhältnisse des Raumes, der Zeit und der Kausalität. Die Ausbildung dieser funktionellen Anpassungen bezeichnen wir als Übung. Die millionenfach verschiedenen Einzelgestaltungen der funktionellen Anpassung hat nun Roux auf zwei gestaltende Wirkungsweisen zurückgeführt, nämlich einmal auf die trophische Wirkung der funktionellen Reize und sodann auf die verschiedene Ausbreitungsweise dieser Reize in den verschiedenen Geweben.

Zunächst mögen zur allgemeinen Orientierung über die Art der Wirkung der funktionellen Anpassung einige dieser Wirkungsweisen an der Hand der Rouxschen Darstellung erörtert werden.

Das erste Grundgesetz der funktionellen Anpassung lautet nach Roux:

Die stärkere Thätigkeit vergrössert das Organ bloss in denjenigen Dimensionen, welche die stärkere Thätigkeit leisten.

Bekanntlich vergrössern sich die Muskeln bei vermehrtem Gebrauch, sie werden hypertrophisch, dabei beschränkt sich aber ihre Vergrösserung auf die zwei Dimensionen des Querschnittes eventuell bis zum Doppelten, während die Länge unverändert bleibt und diese Vergrösserung geschieht in zweierlei Weise, indem einmal die einzelnen Muskelfasern etwas dicker werden (Hypertrophie) und zugleich eine Vermehrung der Zahl ihrer Fasern stattfindet (Hyperplasie). Die Frage ist hier, weshalb ordnen sich die neugebildeten Muskelfasern oder ihre Fibrillen nur in den Dimensionen des Querschnittes? Um die Antwort gleich vorweg zu nehmen so sei hier schon bemerkt, dass es sich dabei um eine funktionelle Selbstregulation handelt, welche an und für sich zwar sowohl der Dicke, wie auch der Länge nach für sich allein, unabhängig von einander stattfinden kann. Die Beschränkung der Veränderung auf die Dicke bei der Aktivitätshypertrophie und Inaktivitätsatrophie erklärt sich aber daraus, dass die Neubildung der Muskelfibrillen nur dort erfolgen kann, wo letztere während ihrer Bildung schon im stande sind zu funktionieren, sodass bei verstärkter Funktion des Muskels eine Ausbildung neuer Muskelfibrillen nur an denjenigen Stellen stattfinden kann, wo die Funktionsgelegenheit eine grössere geworden ist. Wird ein Muskel aber zur Hebung grösserer Lasten oder zur grösseren Beschleunigung als dem morphologischen Gleichgewicht zwischen Funktion und Substrat entspricht, verwandt, so wird zur Überwindung dieses grösseren Widerstandes bloss im Querschnitt des Muskels die Funktion vergrössert. Dagegen würde, wenn die Hubhöhe sich für den Muskel vergrösserte, nicht der Querschnitt des Muskels, sondern seine Länge zunehmen müssen. In dem erwähnten Fall haben aber die Muskeln die erhöhte Thätigkeit nur mit dem Querschnitt zu leisten.

Im Gegensatz zu diesem typischen Verhalten der Skeletmuskulatur findet bei den einen Hohlraum umschliessenden Muskeln, z. B. des Magens, Darms, Blase, Uterus u. s. w., sowie denen des Herzens, infolge einer stärkeren Inanspruchnahme sowohl eine Verdickung als auch eine Verlängerung der Muskel statt, woraus eine Vergrösserung des Volumens des Hohlraumes resultiert, ein Verhalten, das nach Roux dadurch bedingt wird, dass mit Zunahme des Füllungszustandes durch Stauung auch die Menge des zu entleerenden Inhaltes zunimmt. Auch die Sehnen werden wie die Skeletmuskeln bei stärkerer, in passenden Intermissionen stattfindenden Inanspruchnahme nicht länger, sondern nur dicker, da nur auf diese letztere Weise ihre Funktion verstärkt werden kann. Auch lockeres wie straffes Bindegewebe wird bei ein-

facher intermittierender Spannung nur im Querschnitt verstärkt, dagegen bei langanhaltendem Zug wird es allmählich länger.

Ebenso vermehrt sich die Epidermis beim Erwachsenen in den zwei Dimensionen der Fläche nur nach Substanzverlusten, während jeder andere intermittierend wirkende Reiz nur die Vermehrung in der Dimension der Dicke anregt. Dagegen vergrössern sich Gewebe, welche nach allen drei Dimensionen gleichmässig funktionieren, wie z. B. das zur Bildung von Leukocyten dienende adenoide Gewebe, gleichmässig nach diesen drei Dimensionen, wie wir das an Lymphdrüsen u. s. w. sehen.

Diesem Prinzip der dimensionalen Aktivitätshypertrophie steht zur Seite das entgegengesetzt wirkende Prinzip der Inaktivitätsatrophie:

Nimmt die Funktion eines Organs ab, so verkleinert sich dasselbe und zwar auch hier wieder in der die Funktion vollziehenden Dimension.

Sollen durch diese beiden Prinzipien neue morphologische Charaktere entstehen, so muss als unerlässliche Vorbedingung eine dauernd vorhandene Ursache da sein, welche den veränderten Gebrauch erzwingt. Diese kann in der Veränderung der äusseren Verhältnisse oder auch in der Willkür des Menschen bestehen. Soll sich diese morphologische Umgestaltung vererben können, so liegt auf der Hand, dass diese Ursache der veränderten Funktion auf alle Fälle viele Generationen überdauern muss.

Ein weiteres wichtiges Gesetz der funktionellen Anpassung besteht nach Roux darin, dass durch verstärkte Thätigkeit die spezifische Leistungsfähigkeit der Organe erhöht, während sie durch längere Zeit herabgesetzte Thätigkeit vermindert wird.

Die Wirkung dieses Gesetzes ist in mancher Hinsicht beschränkt. Zunächst wird durch Überanstrengung eines Organs dasselbe geschwächt. Auch ist es zweifelhaft, ob dasselbe für die Sinnesorgane selbst seine Gültigkeit hat, denn es ist nicht sicher auszuschliessen, ob die durch Übung erreichbare grössere Leistungsfähigkeit derselben nicht auf eine grössere Übung des nervösen Centralorgans zurückzuführen ist. Für diese ist ja bekannt, dass die Übung schwieriger Bewegungen, welche in erster Linie im Centralnervensystem weniger in den Muskeln stattfindet, z. B. das Spielen eines musikalischen Instruments, dahin führt, dass sie fast ohne Bewusstsein ausgeführt werden können, wenn nur der erste Impuls dazu durch den Willen gegeben ist. Dabei werden die leitenden Fortsätze der Ganglien nicht etwa dicker werden, sodass die Widerstandsabnahme durch Vergrösserung des Querschnittes die beschleunigte Leitung erklärte, sondern die Bahnen müssen qualitativ besser werden. Wie

sehr das nervöse Centralorgan sich einer bestimmten Gebrauchsweise anpassen kann zeigt folgendes, auch von Roux angeführtes Beispiel, welches Helmholtz in seiner physiologischen Optik giebt: „Nimmt man Prismen von 16—18° brechendem Winkel so vor beide Augen, dass beide Prismen die äusseren Gegenstände z. B. nach rechts verschieben und betrachtet irgend ein Objekt genau auf seine Lage, schliesst dann die Augen und greift nach demselben, so greift man natürlich rechts an ihm vorbei. Manipuliert man aber auch nur wenige Minuten mit diesen Brillen, so wird man bei Wiederholung ganz sicher nach dem Objekt greifen. Es hat sich also in dieser kurzen Zeit die ganze Innervationskombination der Extremitäten geändert und den neuen Erfahrungen angepasst. Nimmt man jetzt die Brillen fort, so greift man links an den Objekten vorbei, weil die neue Innervationsart auf die alten Verhältnisse nicht mehr passt".

Für die Skeletmuskeln ist die qualitativ ändernde Wirkung durch vermehrten Gebrauch durch Henke und Knorz nachgewiesen worden. Dasselbe Volumen, Muskelsubstanz des rechten Armes eines Studenten, der seine Muskeln durch Fechten stark ausgebildet hat, kann 20 % mehr leisten als das des linken Armes. Wird dagegen eine Muskelgruppe längere Zeit hindurch in Unthätigkeit gehalten, z. B. infolge der Fixierung durch einen Verband, so wird die Erregbarkeit desselben bekanntlich herabgesetzt, ja bei langer Dauer derselben kommt es zur Atrophie. Ähnlich erklärt es sich, dass der Gelenkknorpel eines nicht gebrauchten Gelenkes entartet, da Druck mit Reibung und Verschiebung der spezifische Lebensreiz der Knorpelzellen ist und wo dieser Abscherungsvorgang aufhört, auch der spezifische Charakter des hyalinen Knorpels sich verändert.

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen über die Theorie der funktionellen Anpassung gehen wir zur Darstellung einiger spezieller Beispiele über. Zunächst sind einige bindegewebige Bildungen zu erwähnen, die nach W. Roux den funktionellen Strukturen zuzurechnen sind. Die Muskelbinden, Fascien bestehen aus Bindegewebsfasern, welche im wesentlichen quer zu den Muskelfasern stehen und dieselben so zusammenhalten, während die in der Richtung der Muskelfasern verlaufenden Bindegewebsbündel nicht zu den Muskelbinden im spezifischen Sinne zu rechnen sind, sondern zu den Aponeurosen oder Sehnen gehören, deren Richtung durch den Muskelzug beherrscht wird. Verdickt sich der Muskel während der Kontraktion, so werden die Fasern des den Muskel umgebenden Bindegewebes in unendlich vielen Richtungen gespannt. Es bilden sich aber die Fasern fast nur in der Richtung stärkster Beanspruchung, nämlich rechtwinkelig zu den Sehnenfasern aus, sodass die Muskelkontraktion die Veranlassung ist, dass sich die

Bindegewebsfasern in zwei rechtwinkelig stehenden Richtungen ausbilden, nämlich als „Sehnenfasern“ in der Längsrichtung und als „Fascienfasern“ in der Querrichtung. Eine typische funktionelle Struktur findet sich in dem Perimysium internum, jenem Bindegewebe zwischen den Muskelfasern. Dasselbe besteht nach Roux aus zwei schräg sich kreuzenden Fasersystemen, indem die Bindegewebsfasern, welche von den Muskelfasern ausgehen zunächst eine Strecke parallel verlaufen, um sich dann an benachbarte Muskelfasern anzusetzen. Jede sich kontrahierende Muskelfaser übt durch diese sowohl in distaler als auch in proximaler Richtung verlaufenden Bindegewebsfasern auf die benachbarten noch ruhenden Muskelfasern einen Zug aus, wodurch die Kontraktion reguliert und gleichmässig gemacht werden kann. Auch bei passiver Bewegung der Glieder sorgen diese Fasern für eine gleichmässige Verteilung der Dehnung. Dies Fasersystem verhindert demnach also die Abscheerung bei der Verschiebung der Muskelfasern gegen einander. Roux bezeichnet zwei derartige wechselseitige Verbindung herstellende Fasern als „Abscherungsfaserpaare“.

Auch in den Zwischenwirbelscheiben finden sich zwei schräg sich kreuzende Fasersysteme, welche wie bei den Fascien, die beiden Richtungen stärkster Beanspruchung, darstellen, wodurch das Vorhandensein von Fasern in den übrigen Richtungen unnötig wird. Bei der Torsion der Wirbelsäule nach rechts oder links werden einerseits diese Fasern abwechselnd gespannt, andererseits aber wird gleichzeitig durch die Belastung der Nucleus pulposus breit gedrückt und dadurch sekundär die Annuli fibrosi gleichmässig gespannt. Dasselbe geschieht bei der Biegung der Wirbelsäule, indem der Nucleus pulposus sich ähnlich wie eine gepresste Flüssigkeit verhaltend, nach der Seite der Konvexität ausweichend den Druck gleichmässig verteilt. Eine solche gleichmässige Verteilung des Druckes würde durch eine einfache elastische Scheibe, wie es eben die Zwischenwirbelscheiben nicht sind, niemals erreicht werden können, vielmehr würde in diesem Fall bei jeder starken Biegung der Rand des Wirbelkörpers in Gefahr kommen, zertrümmert zu werden. So aber wirken die Zwischenwirbelscheiben wie hydraulische Pressen; bei jeder Stellung der Wirbelsäule wird ein grösserer Abschnitt der Wirbel gleichmässig gedrückt und dabei der Rand derselben durch die Spannung der Annuli fibrosi auf Zug anstatt auf Druck in Anspruch genommen.

Lehrreich in dieser Beziehung ist ferner nach Roux die Struktur des Trommelfells. Auch hier sind nur zwei Richtungen stärkster Beanspruchung als Hauptfasersysteme ausgebildet, nämlich die radiäre und die cirkuläre. Beide Richtungen haben bei den Schwingungen des Trommelfells die stärkste Beanspruchung auszuhalten. Dagegen ist das

radiäre Fasersystem im Bereiche des langen Fortsatzes des Hammers von seiner Richtung abgelenkt in der Richtung derjenigen stärkster Spannung, welche zur Übertragung der Schwingungen auf den Fortsatz die günstigste ist.

Ein besonders eklatantes Beispiel dafür, dass die funktionelle Anpassung nicht bloss statisch oder einfach dynamisch zu sein braucht, bietet die Gestalt der Lichtung der Blutgefässe, wo es sich um hämodynamische Anpassung handelt. Das Wesentliche dieser interessanten, ebenfalls von Roux zuerst in sehr genauer Weise untersuchten Verhältnisse, besteht darin, dass die Lichtung der Blutgefässe am Astursprung nicht wie das Gefäss selbst eine cylindrische Gestalt hat, sondern jene eigentümliche konische Form zeigt, „welche ein ungehemmt aus der seitlich runden Öffnung eines durchflossenen Cylinders ausspringender Strahl von selber, d. h. zufolge der in ihm wirkenden hydraulischen Kräfte, annimmt“. Die Gestalt eines Astursprunges ist dabei genau denselben Bedingungen unterworfen, wie die Gestalt eines frei ausspringenden Strahles: sie ändert sich, sowie die Grösse des Neigungswinkels des Astes zum durchflossenen Rohr sich ändert, oder wenn die Stärke des Astes im Verhältnis zur Stärke des Stammes zu- oder abnimmt. Der Astursprung dieser Blutgefässäste erfolgt in der Richtung der Resultante aus der Stromgeschwindigkeit und der Grösse des Seitendrucks. Ist der abgegebene Ast stärker als $^2/_5$ des Durchmessers des Stammes, so wird der Stamm selber nach der entgegengesetzten Seite abgelenkt und diese Ablenkung wächst, entsprechend den hydraulischen Verhältnissen, mit der Grösse des Astursprungswinkels und mit der Stärke des Astes im Verhältnis zur Stärke des Stammes. Diese höchst zweckmässige mechanische Einrichtung dient dazu, die Reibung des Blutstromes an der Verästelung auf ein Minimum zu reduzieren, sodass die Cirkulation des Blutes mit einem Minimum von lebendiger Kraft und von Wandungsmaterial erfolgt. Das Ergebnis dieser Rouxschen Untersuchungen unserer Blutgefässe wird von der Technik als „vollkommenste Rohrleitung“ zur Anlage von Wasserleitungen benutzt.

Diese und einige andere höchst bemerkenswerte Eigenschaften der Blutgefässe, wie die vollkommene Glattheit der Innenwandung sind angeboren und kommen auch unter anormalen Verhältnissen zur Ausbildung. Die Bedingung derselben ist eine Eigenschaft, welche uns aufs Höchste in Staunen setzen muss. Indem nämlich die hydraulischen Kräfte des Blutstrahls diese wunderbare Gestaltung erzeugt, muss notwendig die Blutgefässwandung einmal den feinsten Flüssigkeitsstössen durch Anprall vollkommen nachgeben, andererseits aber der kräftigen Blutspannung Widerstand leisten können. Zudem kommt noch hinzu, dass an gewissen Stellen die Blutgefässwandung dem stärksten Flüssig-

keitsstoss widerstehen kann. Diese Eigenschaften, welche für eine tote Substanz sich absolut widersprechen würden, finden wir in der lebenden Blutgefässwandung verwirklicht. Wir werden später sehen, dass auch der lebenden Knochensubstanz ähnliche sich widersprechende Eigenschaften zugeschrieben werden müssen.

Nach Roux würde aber auch dem Centralnervensystem bei der funktionellen Anpassung eine Rolle zufallen. Roux führt aus: „Von der funktionellen Reizcentralisation des ganzen Individuums hängt die für das Ganze zweckmässige Ausbildung der Teile ab. Die vom Gehirn ausgehenden Willensimpulse gehen durch die Ganglienzellenlager und die Nerven zu den Muskeln und beeinflussen damit, neben der Ausbildung dieser Teile zugleich auch die ihrer Stützorgane der Neuroglia, der Sehnen, Knochen, Knorpel, Bänder und Fascien in quantitativer Weise. Indem von diesem Willenscentrum vermittelst der Bewegungsorgane auch die Einführung von Substanzen in den Körper stattfindet, unterliegen auch die Reize, welche von der inneren Oberfläche aus auf den Körper, auf die Verdauungsorgane wirken, der Selbstregulation des Ganzen, und das Gleiche gilt, aber nur in unvollkommener Weise, für die äussere Oberfläche und die Sinnesorgane treffende Reize, an welche sich der Organismus im übrigen zwangsweise anpassen muss. Diese Richtungen sind somit zum Teil wirklich einem zweckthätigen Willen entsprechende, also teleologische, obschon auf mechanische Weise vermittelte und hervorgebrachte. Diese Eigenschaft schliesst aber nicht aus, dass sie auch dem Ganzen nachteilig werden kann, sofern der Wille, wie z. B. bei Überanstrengung oder Nahrungsverweigerung, seinem Träger Nachteiliges intendiert.“

Auch Barfurth hat sich dahin ausgesprochen, dass bei der Regeneration die sich regenerierenden Zellen der einzelnen Gewebe gewissermassen untergeordnete Organe sind, während der Organismus als solcher die Oberleitung hat, indem er die Gewebsteile allmählich in diejenige Lage bringt, die der Funktion des Organs am förderlichsten ist, wobei das Centralnervensystem sicher eine Rolle spielt, die aber noch erst nachzuweisen wäre, während dasselbe nach den Schaperschen Untersuchungen an der Froschlarve allerdings auf die Anlage der Organe und ihrer Entwickelung keinen nachweisbaren Einfluss auszuüben scheint.

Abgesehen von diesem leitenden Einfluss der Gesamtheit des Organismus und des Centralnervensystems kommt aber noch ein wichtiges Motiv neben der funktionellen Anpassung für die Gestaltungen in Betracht, das ist jener für uns so rätselhafte Vorgang der Vererbung. So wahrscheinlich es auch ist, dass eine Vererbung erworbener Eigenschaften vorkommt, so ist dies Vorkommen doch noch nicht einwurfsfrei

bewiesen. Auch bietet uns die Vorstellung dieses Vorganges ausserordentliche Schwierigkeiten. Es erscheint zweifellos, dass die Vererbung auf einer spezifischen Struktur beruhen muss, die vermutlich einer Dominante entspricht, und dass es kein einfacher chemischer Prozess sein kann, durch den die Kontinuität der organischen Gestaltungen von Ascendenten und Descendenten hergestellt wird. Besonders schwierig erscheint aber in Bezug auf die Vererbung somatogener Eigenschaft der Umstand, dass es sich dabei um eine Zurückverwandlung des Entwickelten, Komplizierten in das einfachere Unentwickelte, also um eine Umkehrung des Geschehens handeln müsste, da die Geschlechtszellen jedenfalls sehr viel einfacher gebaut sind, als die aus ihnen hervorgegangenen Gewebe, ein Vorgang, der im Reich der Organismen bekanntlich sonst nicht vorkommt, während bei nicht lebenden organischen Substanzen derartige Reduktionen etwas gewöhnliches sind. Sind doch alle rein energetischen Prozesse umkehrbar. Weismanns Lehre von der Kontinuität der Beschaffenheit des Keimplasmas und der Vererbung bloss der Variationen dieser Substanz würde, falls ihre Voraussetzung richtig ist, die Frage unserem Verständnis ohne Zweifel näher bringen. Nach diesem Autor wäre die Vererbung neuer Eigenschaften bloss auf die Veränderungen des Keimplasmas und deren entwickelungsmechanische Folgen beschränkt. Von diesem Keimplasma zweigten sich dann die einzelnen Individuen ab wie einzelne Pflänzchen, welche sich von Strecke zu Strecke an einer dahinkriechenden Wurzel erheben. Die Eltern würden danach nichts von ihren erworbenen Eigenschaften auf ihre Nachkommen übertragen können, sondern sie stellen nur früher entwickelte Zweige derselben Substanz dar, aus der ihre sogenannten Kinder sich später entwickeln; der Vater wäre, wie Roux betont, nur der ältere Stiefbruder, die Mutter die ältere Stiefschwester aller ihrer Nachkommen.

Um dem Leser Gelegenheit zu geben, sich ein selbständiges Urteil über die funktionelle Anpassung zu bilden, wollen wir auf einige spezielle Beispiele näher eingehen und nicht nur die fertigen Resultate, sondern auch ausführlicher die Methoden schildern, wie sie gewonnen wurden.

Die funktionelle Anpassung der Skeletteile.

Jeder Teil des Skelets hat eine besondere Funktion, welche durch die Lage, Gestalt und Grösse seiner Druck- und Zugaufnahmeflächen bestimmt wird. Dieser besonderen Funktion sind die einzelnen Skeletteile in ihrer äusseren Gestalt und inneren Struktur angepasst. Dabei ist der Begriff der Funktion möglichst weit zu fassen, sodass wir unter

statischer Funktion der Knochen verstehen, dass dieselben in jeder möglichen Stellung, nicht bloss beim ruhigen Stehen des Menschen, dem auf sie ausgeübten Druck und Zug Widerstand leisten. Dabei ist es im Prinzip gleichgültig, wie der Druck und Zug zu stande kommt, ob er durch Knochen und Weichteile fortgepflanzt wird, oder ob er direkt durch die Kontraktion der Muskel oder durch die Schwerkraft bedingt wird, sodass in diesem Sinne allen normalen Knochen eine vollkommen funktionelle Gestalt und Struktur zukommen würde, sodass die Knochen mit einem Minimum von Material konstruiert sind und nichts überflüssiges enthalten. Dabei ist aber schon hier zu bemerken, dass die von den Muskeln und Bändern aus stattfindenden Zugwirkungen und die auf die überknorpelten Flächen gerichteten Druckwirkungen zwar viel kräftiger sind als diejenigen Druckwirkungen, welche auf die mit Periost oder Endost bekleideten Flächen statthaben, trotzdem aber diese letzteren einen ganz unverhältnismässig starken Einfluss auf die Gestalt der Knochen ausüben, indem die mit Periost überkleidete Knochenfläche die Eigenschaft hat, den Druck sehr leicht durch Schwund oder Wachstumshemmung nachzugeben. Dies höchst merkwürdige Verhalten der mit Periost oder Endost überkleideten Knochenflächen erscheint notwendig, damit beim Wachstum der den Knochen durchziehenden Gefässe und Nerven kein Widerstand geleistet wird. Zieht man dies in Betracht, so erklären sich manche selbst hochgradige Abweichungen von der funktionellen Gestalt, wie wir sie uns lediglich nach dem Druck auf die überknorpelten Flächen und dem Zug der Bänder und Muskeln konstruieren würden. Berücksichtigt man alle auf den Knochen wirkenden Aussenkräfte, namentlich auch den Wechsel der Druckrichtung und die Torsion, so erkennt man alsbald, dass die meisten Bälkchen der Richtung stärkster Beanspruchung entsprechen. Es kommen allerdings auch Bälkchen vor, welche nicht in einer der Richtungen stärkster Beanspruchung liegen, es sind dies nach Roux Reste der Wachstumsperiode, welche nicht vollständig entlastet wurden, zumal die Inaktivitätsatrophie nur sehr langsam wirkt, sodass z. B. die Umänderung der Knochenstruktur zur statischen Struktur an und neben der intermediären Epiphysenlinie nach deren Verknöcherung nur sehr langsam vor sich geht. Es wäre unbillig, gegenüber diesem etwas verlangsamten Verlauf der funktionellen Anpassung das Kind mit dem Bade auszuschütten und die Gültigkeit dieses die Architektur des Knochens erklärenden Prinzips überhaupt zu bestreiten. Vielmehr haben J. Wolff und W. Roux so ausgezeichnete Beispiele von Anpassung der Knochenstruktur geliefert, dass ein Zweifel an dem Thätigsein der funktionellen Anpassung ausgeschlossen erscheint. Wie Roux mit Recht betont, steht die Sache jetzt so, dass wenn wir Verhältnisse an den Knochen finden, wo wider

Erwarten die funktionelle Anpassung fehlt, wir stets annehmen müssen, dass das sicher gestellte Prinzip aus besonderen Gründen nicht angewandt ist und in solchem Fall wird es sich wohl der Mühe lohnen, die besonderen Gründe für dies Verhalten zu erforschen. Die Ausbildung der Knochenstruktur geschieht direkt durch den funktionellen Reiz, indem dieser selber hier, wo es sich um eine statische Funktion handelt, in bestimmter Richtung zu wirken bestrebt ist und so bestimmte Form zu gewinnen sucht. Dies Verhältnis ist an den Knochen ganz besonders gut an der Hand der graphischen Statik zu erkennen. Der Druck in einer gebogenen und belasteten Säule pflanzt sich nicht im ganzen Querschnitt gleichmässig fort, sondern in gewissen Linien, die von der eigenen Gestalt des Gebildes sowie von der den Druck aufnehmenden Fläche abhängig ist. Ähnlich pflanzt sich auch im Knochen der Druck in gewissen Linien am stärksten fort, und auf diejenigen Knochenzellen (Osteoblasten), welche in dieser Linie liegen, wirkt der Reiz des Druckes am stärksten ein; ihre Thätigkeit wird dadurch wachgerufen und in bestimmte Richtung gelenkt. Dadurch werden diese Richtungslinien des Knochens stärker ausgebildet. Sind dieselben aber hinreichend fest geworden, so entziehen sie natürlich allen anderen Richtungen den für die Knochenzellen lebenspendenden Druck, sodass, wenn diese Stellen des Knochens durch die Osteoklasten resorbiert sind, hier keine neue Knochensubstanz gebildet werden kann.

Erfolgt also beim Gebrauch des Knochens konstant der Druck in einer Richtung, so werden alle zufällig in der Richtung des Druckes oder nur wenig von ihr abweichenden Knochenbälkchen stärker ausgebildet, indem die ihnen anliegenden Knochenbildungszellen stärker erschüttert und erregt werden und stets an Richtungen stärksten Druckes Knochensubstanz auflagern, während die stärker entlasteten Stellen dem Schwunde anheimfallen, sodass auch hier stets nur Bälkchen von den Richtungen stärksten Druckes übrig bleiben. Diese Hauptrichtungen sind nach den Gesetzen der Mechanik stets zwei, nämlich eine primäre, stärker ausgebildete, welche der direkten Einwirkung des Druckes entspricht, und eine zweite sekundäre, welche die erste senkrecht schneidet. Bei Biegungen in verschiedene Richtungen eines mehrmals längeren als dicken Knochens werden die äusseren Teile stets stärker gespannt werden müssen als die inneren, also in jenen auch der Reiz auf die Knochenzellen stärker sein und infolgedessen wird das Maschenwerk hier dichter und stärker bis zur Kompaktheit der Substanz, während damit zugleich in den inneren Teilen eine Entlastung Hand in Hand geht, bis die hier liegende Knochensubstanz funktionslos wird und dadurch der Resorption anheimfällt. Auf diese Weise bildet sich im Innern eines langen Knochens eine Markhöhle, welche nach aussen von einem kompakten

Knochencylinder umgeben ist. Eine Gestalt, die falls das obere und untere Ende noch einer Druckaufnahmefläche entsprechend gebildet ist, mit dem geringsten Aufwand von Material die höchstmöglichste Stützfähigkeit besitzt. Allerdings bleibt bei diesen Vorgängen vor der Hand noch eins im Dunkel, nämlich die spezifische Thätigkeit der von dem Druckreiz getroffenen Knochenbildungszellen der Osteoblasten, denen natürlich der Löwenanteil auch bei diesem direkt das Zweckmässige schaffenden Vorgang der funktionellen Anpassung zukommt. Wir kennen die Mechanismen nicht, welche in den Knochenzellen durch den trophischen Reiz ausgelöst und in Thätigkeit gesetzt werden, wir wissen nur ganz im allgemeinen, dass diese Zellen in ihrer spezifischen Weise auf diesen Reiz reagieren. Beim Bindegewebe ist uns diese Thätigkeit aber etwas klarer, und werden wir deshalb weiter unten auf diesen wichtigen Punkt näher eingehen können. Aber schon hier mag gleich bemerkt sein, dass die wunderbar zweckmässigsten Strukturen oft in ganz neuen Verhältnissen bei der Knochenbildung sich finden, welche an Feinheit und Mannigfaltigkeit der Leistungen das höchst denkbare darstellen, sodass den hier wirkenden gestaltenden Kräften eine fast unbegrenzte Leistungsfähigkeit zuzukommen scheint. Die kompliziertesten Kombinationen von Strukturelementen wie Knochenröhrchen, Bälkchen und Plättchen zu einer einheitlichen funktionellen Struktur bringen diese Kräfte, wie es scheint, spielend hervor, vorausgesetzt, dass die Wirkungsdauer des Reizes nicht beschränkt wird. Allerdings ist, wie oben bemerkt, der funktionelle Einfluss nicht das einzige Motiv, welches die Gestalt und Struktur der Knochenformen bedingt, vielmehr spielt hier, wie bei den meisten funktionellen Anpassungen, die Vererbung eine nicht unbedeutende Rolle. Ja man kann wohl bei jeder normalen Knochenbildung sagen, dass sie das Resultat der Anpassung + Vererbung darstellt. Da wir absolut nicht imstande sind, die Vererbungsvorgänge auf chemisch-physikalische Vorgänge zurückzuführen, so bleibt vorläufig nichts weiter übrig, als einen den Zellen innewohnenden unbekannten Faktor mit in Rechnung zu ziehen. Nach E. Zschokke ist es nur auf diese Weise erklärlich, dass Formen und Strukturen gebildet werden, welche nicht nur den zeitweiligen physiologischen Anforderungen angepasst sind, sondern auf eine gewisse Maximalbildung des Organismus eingestellt erscheinen. So z. B. zeigen Schweine, welche konstant in derartig engen Käfigen gehalten werden, dass von einer Bewegung kaum die Rede sein kann, trotzdem so ausgezeichnet entwickelte Extremitätenknochen, dass sie einer verlangten Mehrleistung aufs Beste angepasst sind. Plötzlich in Freiheit gesetzt, vermögen nämlich diese Tiere die tollsten Sprünge auszuführen, ohne dass ihre Knochen brechen, obschon sie während ihrer ganzen Entwickelung höchstens zum Stehen gebraucht

worden sind. Es sind also diese Knochen auf dem Wege der Vererbung für eine bestimmte Maximalleistung gebildet, nicht bloss für das Stehen. Man muss bei der Untersuchung der Knochenstruktur diesen Punkt natürlich mit ins Auge fassen, wenn man die stärkste Beanspruchung der Knochen bestimmen will. Zschokke teilt ferner zwei höchst eigentümliche Fälle der Teratologie mit, wobei die Einwirkung der Muskulatur mit Sicherheit ausgeschlossen werden kann und wobei daher die Vererbung in erster Linie in Betracht kommt. Zschokke beobachtete nämlich wiederholt an Kälbern Knochenfortsätze von 9—10 cm Länge, welche vom Siebbeinkamm ausgehend senkrecht zum Stirnbein unter der Haut gewachsen waren und welche sowohl in ihrer äusseren Form, als auch namentlich in ihrer inneren Struktur völlige Übereinstimmung mit Metakarpalknochen zeigten.

Hier war also ein typischer Röhrenknochen entstanden, wo absolut kein Druck und kein Muskelzug eingewirkt haben konnte. Das zweite interessante Beispiel, welches Zschokke anführt, bezieht sich auf eine „Überbildung“ vom Rind, welche nur durch eine Abzweigung der Nabelgefässe mit der normalen Frucht in Verbindung stand. Sie bestand aus Beckenfragmenten und der Knochenreihe der Hintergliedmassen ohne Muskeln, bloss mit Bindegewebe und Haut überzogen. Dabei konnte Zschokke nicht nur die Knochen leicht nach ihrer Form erkennen, sondern dieselben zeigten auf dem Durchschnitt wohl ausgeprägte Spongiosastruktur. Diese stimmte allerdings nicht überall mit der normalen überein.

Die mechanische Bedeutung der Struktur der spongiösen Knochensubstanz und der Verteilung der Kompakta wurde zuerst von dem Züricher Anatomen E. v. Meyer in ihrer Gesetzmässigkeit richtig erkannt und mit Hülfe des berühmten Begründers der graphischen Statik, Culmann, auf die Druck- und Zugkurven im belasteten Balken zurückgeführt. Als Objekte dienten in erster Linie das proximale Ende des Oberschenkelbeins und das Fersenbein. Allgemein bekannt gemacht hat diese wichtige Entdeckung J. Wolff durch seine über Jahrzehnte sich erstreckenden ausserordentlich gründlichen Untersuchungen, welche derselbe unter dem Titel „Das Gesetz der Transformation der Knochen“ zusammenfassend veröffentlicht hat.

Man pflegt als Paradigma der von Zug und Druck abhängigen Architektur des Knochens das obere Ende des Femur anzuführen, indem man die Struktur als Krahnkonstruktion deutet, welche dazu dient, den Körper gegen die Schwerkraft zu stützen. Culmann zeichnete einen Knochen, dem er die Umrisse des oberen Endes eines menschlichen Oberschenkels gab und bei dem er eine den Verhältnissen beim Menschen entsprechende statische Inanspruchnahme annahm; in diesen Krahn

wurden dann die Zug- und Drucklinien hineingezeichnet und siehe da, diese Linien waren im wesentlichen identisch mit denjenigen, welche die Natur am oberen Ende des Oberschenkels durch die Richtungen der Knochenbäckchen verwirklicht hat. Auf einem dünnen Frontalschnitt des oberen Endes des Oberschenkels sieht man zunächst die kompakte Knochensubstanz von unten nach oben an Dicke abnehmen, bis sie auf dem Durchschnitt schliesslich spitz endigt. Dafür aber blättert sich am oberen Ende die Kompakta in dünnen Knochenlamellen auf, sodass man umgekehrt die kompakte Substanz durch ein Zusammendrängen der Spongiosabälkchen sich entstanden denken kann. Zwei dieser Spongiosabälkchenzüge fallen als Kurven auf. Der eine Curvenzug geht von der Seite des Trochanter major aus und endigt auf der Adduktorenseite, der andere verläuft umgekehrt von der Adduktorenseite zum Trochanter major. Die Enden dieser Bälkchenzüge stehen, nachdem sie sich rechtwinkelig gekreuzt haben, überall senkrecht auf der oberflächlichen Rindenschicht des Knochens. Der Druck des Körpers auf den Femur setzt sich ausschliesslich in den Richtungen derjenigen Knochenbälkchen fort, welche auf der Adduktorenseite liegen und welche daher stark genug sein müssen, ein Zerdrücken des Knochens zu verhindern. Dem auf die Trochanterseite wirkende Zug, welcher ebenfalls durch das Gewicht des Körpers erfolgt, entsprechen die Kurven der Knochenbälkchen auf der Trochanterenseite, welche ein Auseinanderreissen der Knochen verhindern. Genau wie beim Krahn die Zug- und Drucklinien drängen sich am Femur die Bälkchen der Spongiosa gegen das Mittelstück des Knochens hin zur kompakten Knochenmasse zusammen. Weil hier am Mittelstück die grösste Biegungsfertigkeit erforderlich ist, muss der Knochen hier auch am festesten gebaut sein.

Wie aber schon Culmann hervorgehoben hat, entspricht der Bau des proximalen Endes des Oberschenkels nur bedingungsweise einer Krahnkonstruktion, indem derselbe auch noch anderer Inanspruchnahme Widerstand zu leisten vermag und deshalb in wichtigen Teilen erheblich von einer Krahnkonstruktion abweicht. Denn, wie Roux hervorhebt, würde eine reine, der Biegungskonstruktion bloss in einer Ebene angepasste Krahnkonstruktion nur an der Zug- und Druckseite kompakte Knochensubstanz haben, an den beiden Seitenflächen dagegen müsste die Kompakta fehlen, der Knochen also offen die Spongiosa zeigen; ausserdem müsste bei einer solchen, in einer Ebene liegenden Krahnkonstruktion der Querschnitt überall rechtwinkelig sein. Eine solche Biegungskonstruktion, für Biegungsbeanspruchung wesentlich in einer Fläche, fand Roux beim Radius des Delphins in ausserordentlich typischer Weise ausgebildet. Hier zeigt die Biegungsfläche eine stark ausgebildete Kompakta, aus der die typisch gerichteten Spongiosazüge hervorgehen

in Gestalt von zwei rechtwinkelig sich kreuzenden Bogensystemen, welche ihrerseits wieder rechtwinkelig auf die betreffende Kompakta stossen. An der Seitenfläche liegt nur eine ganz dünne Abgrenzungsschicht. Die Röhrengestalt des Oberschenkels ist also ein der Krahnkonstruktion fremdes Motiv, sie entspricht vielmehr der Biegungsbeanspruchung nach allen möglichen Richtungen, vor allem nach vorn und hinten, anstatt bloss medialwärts. Andere Abweichungen von der reinen Krahnkonstruktion werden, wie Zschokke gezeigt hat, am Oberschenkel durch Einwirkung der Muskeln bedingt. Wir haben also schon hiernach im proximalen Ende des Oberschenkels kein rein typisches Beispiel einer funktionellen Knochenstruktur vor uns, auch wissen wir nicht, wie weit die Vererbung beim Aufbau dieses Knochens ins Spiel kommt.

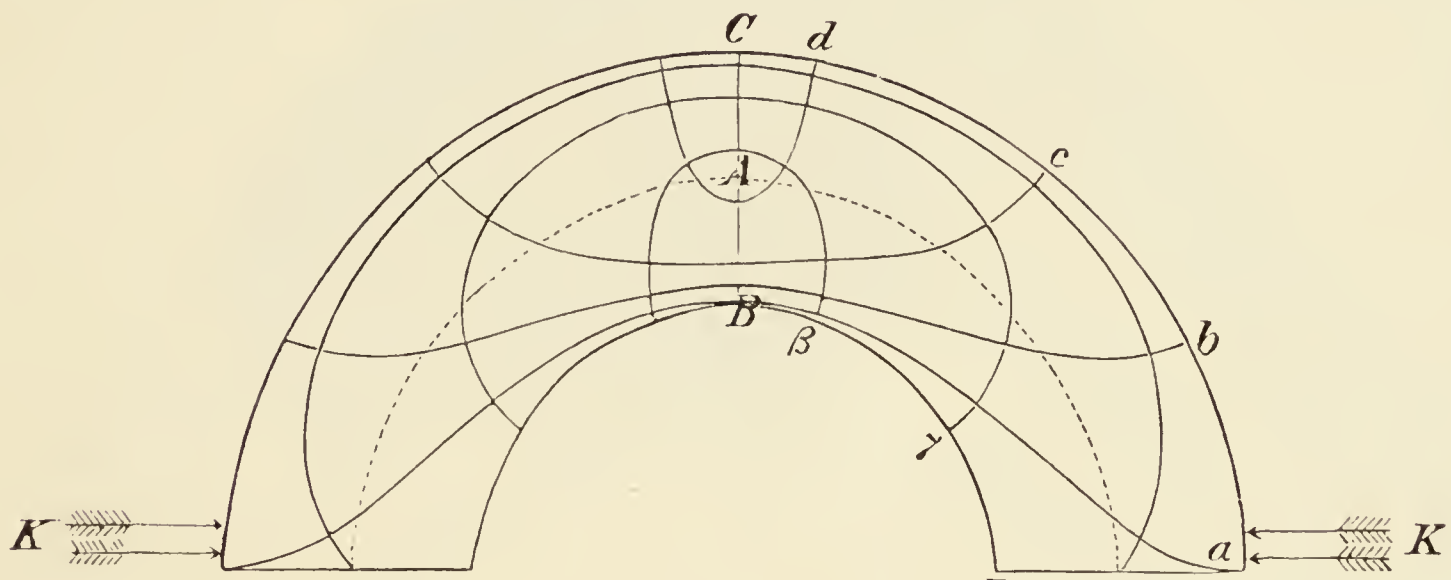


Fig. 41.

Schema des Verlaufs der Zug- und Drucktrajektorien, nach W. Roux*), in einem halbkreisförmig ausgeschnittenen Stück Gummi, welches auf Biegung beansprucht wird. Bei KK erfolgt der Druck.

Dagegen hat Roux uns in einer knöchernen Kniegelenksankylose ein vortreffliches Beispiel einer neuerworbenen funktionellen Struktur gegeben, auf welche sich ausführlicher einzugehen in hohem Masse verlohnt.

W. Roux untersuchte das Trockenpräparat einer rechtseitigen Kniegelenksankylose eines erwachsenen Menschen. Die Stümpfe des Femur und der Tibia sind in einem Winkel von 80° miteinander verschmolzen. Beide Knochen gehen ohne Abgrenzung in einander über. Was die Dickenverhältnisse angeht, so zeigt der Querschnitt des femoralen Anteils hinten und vorn eine starke Verdickung, während er normal mehr rundlich zu sein pflegt. Auch an der Tibia ist der Querschnitt ähnlich beschaffen. Das Präparat wurde durch Sagittalschnitte

*) Fig. 41—45 nach W. Roux, Gesammelte Abhandlungen. Leipzig W. Engelmann 1895.

zerlegt und diese zeigten drei von innen nach aussen aufeinander folgende Strukturtypen.

Der I. Strukturtypus Fig. 42 zeigt zwei rechtwinkelig zu einanderstehende Bälkchensysteme, von denen das eine rechtwinkelig zum Abgrenzungskontur an der konvexen Seite anhebt und in allmählichen Bogen konvergierend gegen die Konkavität hinzieht. Das zweite Balkensystem steht überall rechtwinkelig zum ersten. Das erste System ist auf der Konkavität, das zweite auf der Konvexität des Präparats mehr ausgebildet.

Der II. Strukturtypus Fig. 43, entsprechend den mittleren Partien des Präparats, besteht aus drei Hauptsystemen. Das eine verbindet die

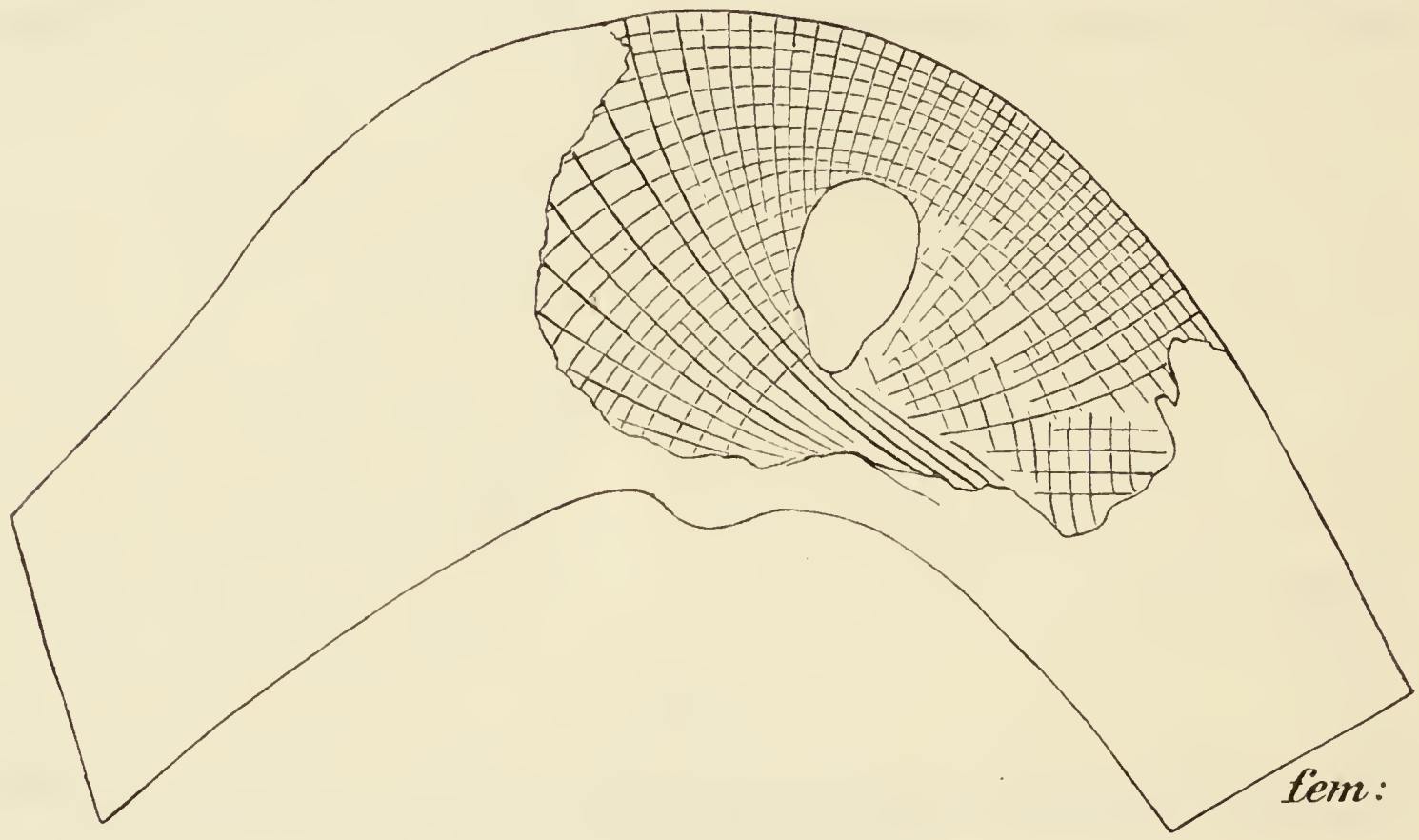


Fig. 42.

Strukturtypus I der Kniegelenksankylose nach W. Roux.

vorderen kompakten Lagen der Knochen, das andere die hinteren und das dritte steht rechtwinkelig zu diesen beiden, sie verbindend. Das erste dieser Systeme verläuft parallel dem vorderen Profilkontur des Präparates, es ist das Zugsystem, während das zweite, das Drucksystem am hinteren Profil liegt und hier so dicht ist, dass es stellenweise kompakte Beschaffenheit annimmt. Beide Systeme werden gegeneinander durch das dritte System, das Stützsystem, gestützt, dessen schwächere Balken rechtwinkelig zu den Hauptzügen stehen. Dies Stützsystem besteht demnach aus radiär von der konvexen zur konkaven Seite verlaufenden konvergierenden Zügen, welche sich aber nur an Stelle stärkster Krümmung, nämlich der Vereinigungsstelle beider Knochen vorfinden.

Der III. Strukturtypus findet sich am meisten nach der Aussenseite gelegen. Er besteht wiederum aus zwei Systemen, von denen das erste mit dem Zugsystem der Konvexität des oben beschriebenen zweiten Strukturtypus übereinstimmt. Dagegen fehlt hier auf der Konkavität das Drucksystem, da hier hinten die Kompakta beider Knochen durch einen Spalt getrennt ist. Dagegen fehlt hier ein Stützsystem keineswegs. Es zieht von der hinteren Kompakta nach der vorderen, aber so, dass die Fasern gegen die Konvexität hin konvergieren, aber sich prinzipiell von dem gegen die Konkavität hin konvergierendem Stützsystem des II. Typus unterscheiden. Dies Stützsystem entsteht

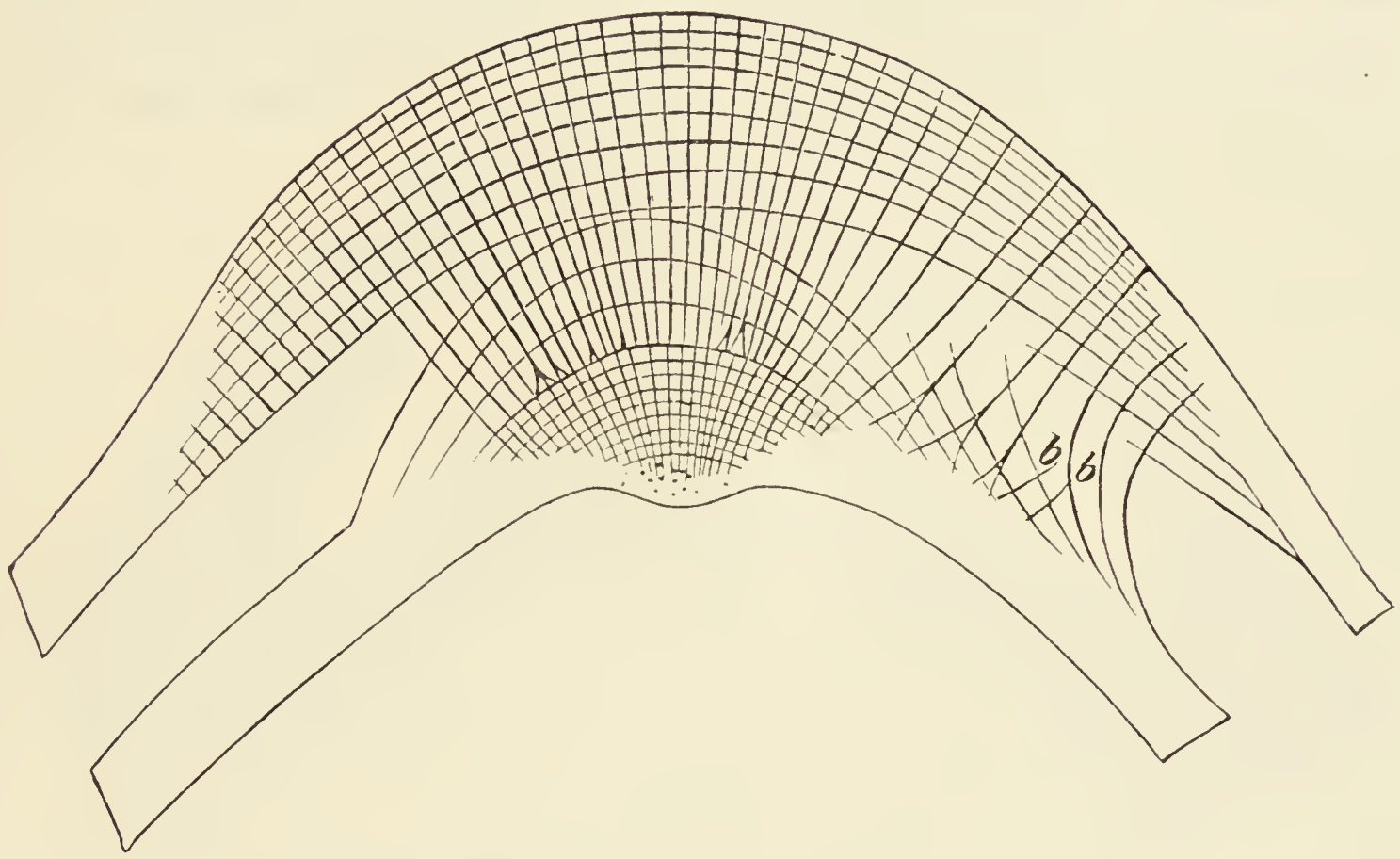


Fig. 43.

Strukturtypus II der Kniegelenksankylose nach W. Roux.

durch Auffaserung der hinteren Kompakta, biegt in einem Bogen, dessen Konvexität gegen die Konkavität des Präparates gerichtet ist, nach vorn, um rechtwinkelig zum Zugsystem zu endigen. Der Verlauf dieses Zugsystems entspricht im wesentlichen der normalen Struktur des Femur und der Tibia.

Die Deutung dieser komplizierten Strukturverhältnisse, welche selbst für Nichtdilettanten der graphischen Statik schwierig zu verstehen sind, ermöglicht Roux dadurch, dass er die wesentlichen Verhältnisse durch eine besondere Methode der mechanischen Selbsterzeugung der Trajektorien künstlich zu reproduzieren imstande war. Diese Methode besteht darin, dass Roux sich Gummimodelle der zu deutenden Objekte macht und auf deren Oberfläche, die bei Zug, Druck und Biegung entstehenden Trajektorien oberflächlich zur Anschauung bringt, indem

er die Oberfläche mit flüssigem Paraffin recht gleichmässig überstreicht und das Gebilde in bestimmter Weise einem Druck aussetzt. Bei der Deformation durch Biegung entstehen im Paraffinüberzug Sprünge, welche an den Stellen überwiegenden Zuges rechtwinkelig zum Zuge, an den Stellen überwiegenden Druckes rechtwinkelig zum Druck gestellt sind, sodass diese Linien auf der Zugseite die Richtung der sekundären Drucktrajektorien, auf der Druckseite die Richtung der sekundären Zugtrajektorien darstellen. Zeichnet man dieses Liniensystem und rechtwinkelig dazu das zugehörige System, so bekommt man die gewünschten Druck- und Zugtrajektorien. Nimmt man dagegen statt des Paraffins eine dünne Schicht Stearinsäure, so erhält man die Abscherungslinien, welche die sich stets unter rechtem Winkel kreuzenden Zug- und Drucklinien unter 45° schneiden. Auf diese Weise kann man durch

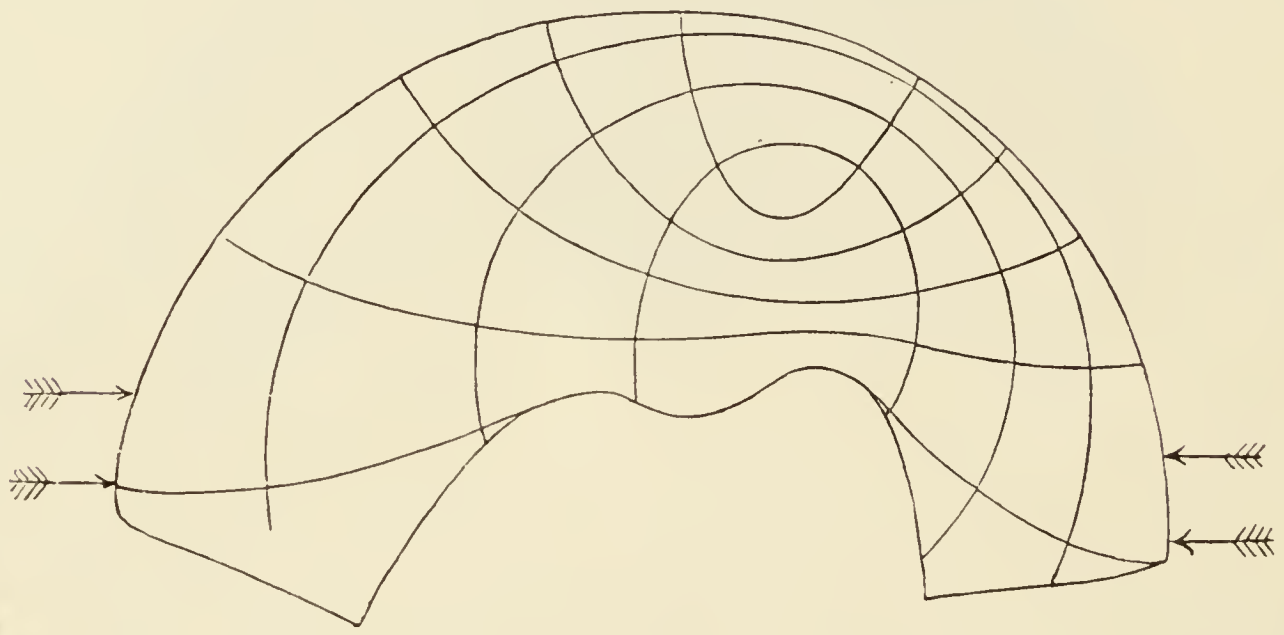


Fig. 44.

Gummimodell der Trajektorien des Strukturtypus I nach W. Roux.

Einzeichnen ebenfalls, aber schwieriger, die Druck- und Zuglinien erhalten. Endlich gelang es Roux, bei Verwendung sehr alten und schwefelreichen Gummis, dessen Oberfläche an der Luft rigide geworden ist, sodass sie bei der Deformation des Modells Falten bilden, sehr reine Zugtrajektorien darzustellen. Beim Aufhören der Deformation verschwinden dieselben zwar wieder, dafür gewähren sie aber einen vollkommeneren Überblick als jene oben erwähnten, die nur ein halbes System erkennen lassen, das man erst durch Einzeichnen ergänzen muss.

An der Hand dieser Methode ging Roux daran, an einem Gummimodell die besonderen Bedingungen des Knochenpräparates und der an diesem sich zeigenden drei typischen Stellen in ihrer besonderen Beanspruchung nachzuahmen. Was zunächst die Bedingungen angeht, welche die besonderen Strukturtypen erzeugt haben, so gestattet beim I. Typus die Kontinuität der ganzen Schicht eine Druck- und Zugver-

teilung, ähnlich wie sie sich bei der Biegung eines soliden Körpers findet. Das Wesentliche des II. Typus besteht in der vollkommenen Trennung der Angriffspunkte des Biegungszuges und des Biegungsdruckes, eine Folge der Hohlheit der beiden Schenkelknochen. Beim III. Typus, wo die Verbindung der hinteren Kompaktaschichten fehlt, stemmt sich jede derselben gegen das kontinuierliche Zugsystem der vorderen Kompakta. Dieser Typus ist daher ohne weiteres zu verstehen, und bedarf keiner besonderen Analyse durch die Modellierungsmethode.

In der That gelang es Roux durch künstliche Erzeugung dieser Bedingungen am Gummimodell Bogenlinien hervorzurufen, welche in ihren wesentlichen Charakteren mit denen der Präparate übereinstimmten.

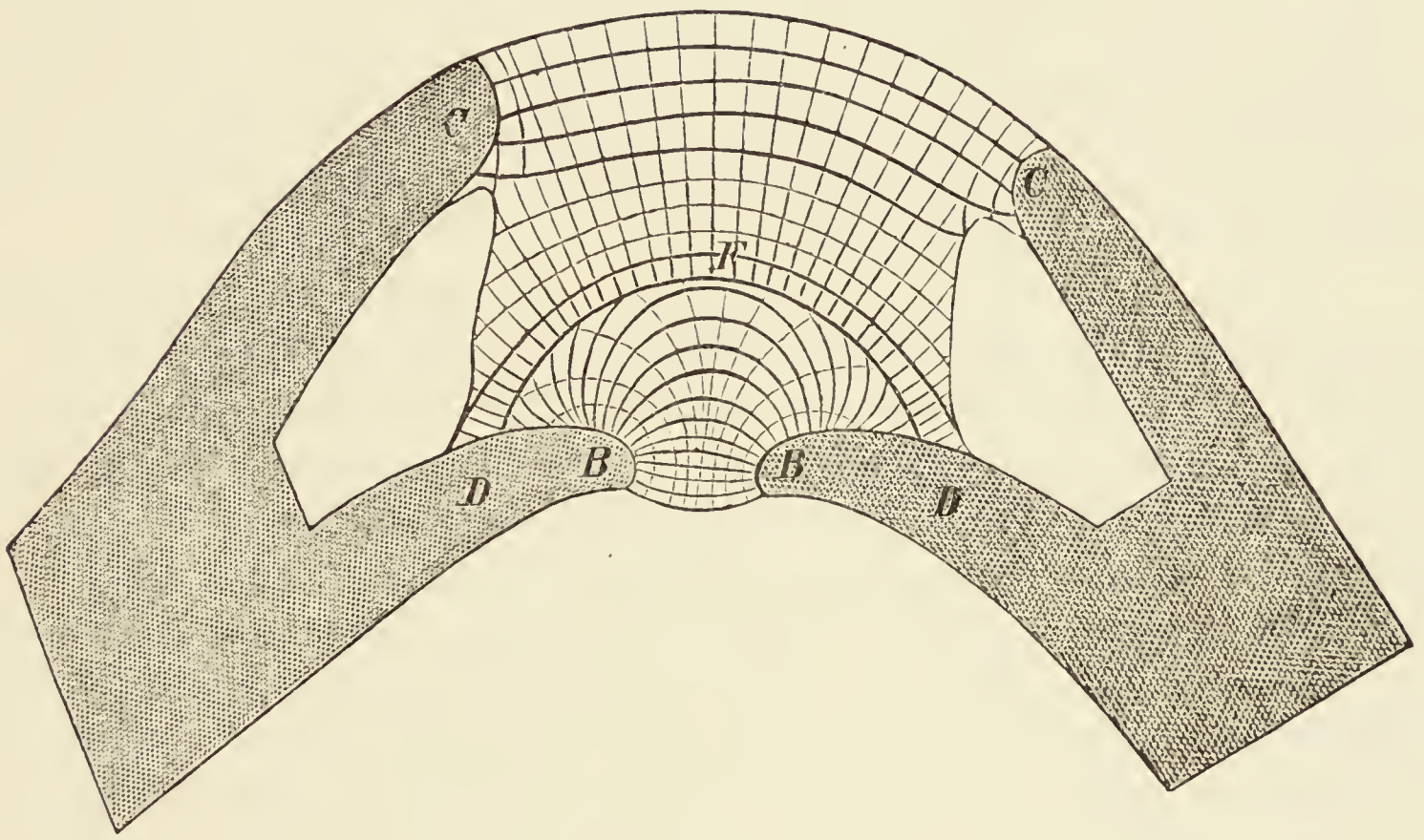


Fig. 45.

Gummimodell der Trajektorien des Strukturtypus II nach W. Roux.

Damit aber ist der Beweis geliefert, dass es sich in den betreffenden Strukturen des Knochenpräparates thatsächlich um Trajektorien handelt. Um die Zweckmässigkeit solcher Strukturen zu erkennen, ist es notwendig, sich über die Zug-, Druck- und Abscheerungstrajektorien klar zu werden, und der Leser wird die funktionelle Bedeutung solcher Strukturen am besten an der Hand der ausgezeichneten, ganz elementaren Ableitung der Trajektorienstrukturen durch W. Roux selbst erkennen können, welche ich hier vorausschicke, um dann erst später die Anwendung auf das Knochenpräparat zu machen.

Durch Druck- und Zugkräfte, welche auf die Teilchen eines festen Körpers wirken, werden in diesen entsprechende Spannungen hervor-

gebracht, welche den Körper auf Druck- oder Zugfestigkeit in Anspruch nehmen. Werden dagegen zwei Teile des Körpers in der Richtung zweier paralleler Ebenen, welche rechtwinkelig zur Verbindungslinie jener beiden Teile stehen, verschoben, so wird das System auf Schub oder Scheerung beansprucht. Die in dieser Richtung wirkenden Kräfte heissen Scheerkräfte und man spricht daher von Abscheerung. In den Schiebungsebenen können diese Scheerkräfte nach unendlich vielen Richtungen wirken. Auf diese drei Grundarten der Beanspruchung, Druck, Zug und Abscheerung lassen sich alle Richtungen der Beanspruchung zurückführen. Ein rechtwinkelig zu seiner Oberfläche gedrückter Gummiwürfel wird in der gedrückten Richtung niedriger und zugleich nach der Seite hin dicker. Es ist also bei der Kompression nicht bloss der Widerstand gegen die Näherung der Teile in der primären Druckrichtung, sondern auch der Widerstand der Teile gegen die Entfernung zu überwinden, also sekundär wird der Körper auch auf Zugfestigkeit in Anspruch genommen. Doch ist der primäre Druck stets stärker als der sekundäre Zug.

Richtungen stärkster Übertragung einer Kraft von Teil zu Teil in einen Körper werden als Übertragungsrichtungen *κατ'εξοχήν*, als Trajektorien bezeichnet. Die Bedeutung dieser Linien für die konstruktive Technik beruht darauf, dass, wenn in ihnen genügender Widerstand geleistet wird, eine besondere Widerstandsleistung in den anderen Richtungen, in welchen die Kräfte viel schwächer wirken, nicht nötig ist. Entsprechend den Arten der Spannungen haben wir Zugtrajektionen, Drucktrajektionen und Schub- oder Scheertrajektionen zu unterscheiden. Diese Trajektionen können geraden oder gebogenen Verlauf haben, in letzterem Fall bezeichnet man sie als Zug-, Druck- und Scheerkurven. Die Zug- und Druckkurven stehen bei jeder Art der Einwirkung stets rechtwinklig zu einander. Ebenso stehen die Scheerkurven stets rechtwinklig zu einander und schneiden die Druck- und Zugkurven stets unter Winkeln von 45^0. Dabei ist zu bemessen, dass in den hier allein interessierenden Verhältnissen die Scheerspannung stets geringer ist als die Normalspannung (Zug- und Druckspannung). Müsste der Druckwiderstand leistende Würfel aus äusseren Gründen eine Grösse haben, welche im Verhältnis zu der geringeren Grösse des stattfindenden Druckes es nicht nötig macht den ganzen Würfel massiv zu gestalten, so würde es sich fragen, wo die Masse hinzulegen ist, damit die gewünschte Festigkeit mit einem Minimum an Material hergestellt werde. Nach Obigem würde es also genügen, um der primären Beanspruchung zu begegnen, im Innern Stäbe in der Richtung des einwirkenden Druckes anzubringen. Dann wäre noch der zugleich entstehenden sekundären Beanspruchung, dem Zug zu begegnen. Denn freistehende, bloss an

den Enden durch die Abschlussfläche verbundene Stäbe würden sich bei der Belastung beliebig seitlich ausbiegen oder auch nach Innen gegeneinander biegen, das Gebilde würde also keine erhebliche Druckfestigkeit besitzen. Es ist daher noch nötig, die Näherung der Stäbe und damit ihre Biegung zu verhindern. Diese sekundäre Zug- eventuell Druckbeanspruchung in einem körperlichen Spongiosanetze findet in unendlich vielen, am stärksten aber nur in den rechtwinklig zur Hauptbeanspruchung gelegenen Richtungen statt, und diese immer unendlich vielen Richtungen in jedem Querschnitte lassen sich wiederum auf zwei rechtwinklig zueinander gelegene Richtungen zerfällen. Wenn in diesen zwei Richtungen genügend Widerstand geleistet wird, so braucht in den anderen Richtungen keine Substanz angebracht werden. Es werden also die in der Druckrichtung gelegenen Hauptstäbe noch durch rechtwinklig zu ihnen und untereinander angeordnete, je nach dem Material ein Halb bis ein Drittel so starke Querstäbe untereinander in Verbindung zu setzen sein. Diese trajektorielle statische Konstruktion genügt vollkommen, um mit dem aufgewendeten Material das Maximum an Druckfähigkeit zu leisten.

Wird ein Würfel aus Gummi statt gedrückt von zwei aufgeklebten, mit Hacken versehenen Platten auseinander gezogen, so wird er nicht bloss in der Zugrichtung länger, sondern zugleich auch dünner. Er braucht also, wenn er nicht solid ist, im Innern sowohl für den primären Zug, als auch für den an Grösse $^1/_2$ bis $^1/_3$ des ersteren betragenden sekundären Druck besondere Balken in den Richtungen stärkster Beanspruchung, welche hier aus den gleichen Gründen dieselben sind, als bei Inanspruchnahme auf reinem Druck. Da in genügend starken trajektoriellen Druck- und Zugkonstruktionen keine wesentliche Scheerung mehr stattfindet, weil die Abscheerung schwächer ist, so braucht man auf diese Abscheerungskonstruktion nicht näher einzugehen. Aus diesen drei Grundarten, Druck, Zug und Scheerung sind auch die übrigen Arten möglicher Beanspruchung, die Biegung und die Torsion, zusammengesetzt. Um die für unseren Fall allein in Frage kommende Biegungskonstruktion abzuleiten, ziehe man nach Roux zur Gewinnung einer Übersicht der Verhältnisse auf die schmalen Seiten eines parallelepipedischen Stückes Zeichengummi in gleichen Abständen quergestellte aber zugleich einander parallele Linien, und eine in der Mitte befindliche längs verlaufende Linie. Biegt man dann das Gummi über eine der beiden grossen Flächen, so konvergieren jetzt die vorher parallelen Linien der mitgebogenen Seitenfläche nach der Konkavität hin, sie selber sind aber gerade geblieben. Zugleich ist zu bemerken, dass in der jetzt gebogenen, der Längslinie parallelen Mittellinie der Seitenfläche (der „neutralen Achse“) die quergestellten Linien sich noch in dem gleichen

Abstande wie vorher erhalten haben, während sie gegen die Konkavität hin sich einander immer mehr nähern, gegen die Konvexität sich immer mehr von einander entfernen. Da der Widerstand eines Körpers innerhalb seiner Elastizitätsgrenze der Deformationsgrösse proportioniert ist, so folgt aus dem graden Verlauf und von der neutralen Achse aus gerechnet aus der Konvergenz resp. der Divergenz derselben, dass auf der konkaven Seite Druck, auf der konvexen Seite Zug stattfindet und dass beide Beanspruchungen mit dem Abstande von der Mittellinie proportional an Intensität zunehmen, während in Richtung dieser Linie selber keine Zug- oder Druckbeanspruchung stattfindet. Dagegen ist die neutrale Achse resp. die ganze ihr entsprechende Fläche die Stelle stärkster Schubspannung, welche von da aus gegen die Zug- und Druckoberfläche allmählich bis auf Null abnimmt. Der Verlauf der Abscheerungstrajektion erfolgt unter Winkel von 45° zu den Druck- und Zugkurven. Da bei der Biegung hauptsächlich die äusseren Schichten den Widerstand zu leisten haben, so wäre es höchst unzweckmässig, einen auf Biegung beanspruchten Balken massiv zu machen. Da ferner die Konvergenz der Linien am Ende des Gummistückes am geringsten ist und nach der Mitte hin zunimmt, so wäre es unzweckmässig, einen auf Biegung beanspruchten Balken in seiner ganzen Länge gleich dick zu machen.

Haben wir so eine Vorstellung bekommen von den Spannungsungleichheiten, welche sich in einem auf Biegungswiderstand in Anspruch genommenen Gebilde vorfinden, so lässt sich dies jetzt auf einen in Halbkreisbogen ausgeschnittenen Gummibalken übertragen, welcher durch zwei einander gleiche aber entgegengesetzt gerichtete, rechtwinkelig an den Enden des Balkens angreifende Kräfte gebogen werde (Fig. 41). Es gilt hier die Frage, wie müssen in diesem Gebilde die Trajektorien verlaufen? Die direkte Angriffsstelle des Druckes KK ist zunächst bedeutender innerer Deformation ausgesetzt, hier werden die Teilchen nach allen Richtungen verschoben. Am Knochen finden wir an derartigen Druckaufnahmestellen stets rundlichmaschige Spongiosastruktur. Der beiderseitige Druck trifft, sich fortpflanzend, an der Stelle des grössten Widerstandes und der grössten Spannung bei B von beiden Seiten aufeinander und hält sich so das Gleichgewicht. Geschähe das nicht, würde ihre Richtung nicht vollkommen entgegengesetzt sein, so würde der Balken als Ganzes bewegt werden. Da der Druck an der Angriffsstelle rechtwinkelig wirkt, so beginnen hier die Trajektorien auch rechtwinkelig und endigen rechtwinkelig zur Symmetrieebene BC. Ihr Verlauf muss in schlanken Biegungen erfolgen, da entsprechend dem Gesetz des kleinsten Zwanges jeder Umweg und jede Knickung auszuschliessen ist. Dabei müssen die Drucktrajektorien die neutrale Achse (o) stets unter einem Winkel von 45° schneiden, indem diese Achse als Mittellinie des

Systems die Richtungsdifferenz der Enden jedes Trajektoriums halbiert und je die Drucktrajektorien rechtwinklig zu der ihr parallelen Oberfläche der Zugseite beginnen, um auf der Druckseite an der Stelle stärksten Widerstandes ihr parallel zu endigen.

Dasselbe gilt auch mutatis mutandis für Zugtrajektorien eines rein auf Biegung beanspruchten Balkens von funktioneller Gestalt. Zur Bestimmung der relativen Lagerverhältnisse der von den einzelnen Teilen des Balkens ausgehenden Drucktrajektorien stellt Roux folgende Überlegungen an. Bei der Biegung des Balkens werden alle Punkte desselben der Stelle des grössten Druckwiderstandes der Linie A B genähert, daher müssen von allen Punkten Trajektorien gegen diese Linie hingehen. Entsprechend der Reihenfolge dieser Punkte von a nach d hin ordnen sich die Trajektorien, ohne sich zu überkreuzen, nach dem Prinzip des kürzesten Weges innerhalb AB. Die Drucktrajektorien kommen bei A B zusammen und drängen sich entsprechend den Widerständen gegen die Oberfläche, gegen B hin dichter zusammen, während sie sich gegen A hin weiter voneinander entfernen. Da jeder Druck einen sekundären Zug hervorruft, dessen Richtung rechtwinkelig zur Druckrichtung steht, so brauchten wir in das Schema der Drucklinien eigentlich nur das dazu rechtwinklige System der Zuglinien einzutragen, allein bei einem auf Biegung in Anspruch genommenen Gebilde ist auf der Druckseite der Druck das Primäre und bedingt eine stärkere Beanspruchung, als der hier nur sekundäre Zug, während auf der Zugseite das Umgekehrte der Fall ist, dagegen gleichen sich beide mehr im Übergangsgebiet. Gerade so wie alle Teile des Balkens der Linie A B genähert werden, so werden auch alle Teile von der Linie A C entfernt. Es müssen also Zugspannungen vorhanden sein, welche gegen AC hin konvergieren und welche ihrerseits sich auch wieder gegen die Oberfläche, also gegen C hin, zusammendrängen. Da jeder primäre Zug einen senkrecht zu seiner Richtung stehenden sekundären Druck erzeugt, so müssen die Drucktrajektorien an der hier konvexen Zugseite bei funktioneller Gestalt des Balkens rechtwinkelig zur Oberfläche des Balkens beginnen, und in der Nähe von A B diese Richtung fast bis zur neutralen Achse beibehalten, um dann rasch in einer Neigung von 45^0 zu derselben umzubiegen.

Rekapitulieren wir den Verlauf der so durch Überlegung gewonnenen Biegungstrajektorien, so erscheint als das Wesentlichste, dass alle Teile das Balkens gegen AB gedrängt werden und dementsprechend Drucklinien entstehen, welche an der konvexen Seite rechtwinkelig beginnen, die neutrale Achse unter 45^0 schneiden und von beiden Seiten sich das Gleichgewicht haltend in AB rechtwinkelig eintreffen. Andererseits werden alle Punkte des Balkens von A C entfernt. Hierdurch ent-

stehen Zugspannungen, die allseitig nach AC konvergieren und die Drucktrajektorien rechtwinkelig schneiden. Dabei drängen sich beide Arten von Trajektorien in der Symmetrieebene und in deren Nähe gegen die Oberfläche des Balkens hin dichter zusammen. Ein Balken, welcher anstatt massiv zu sein, im Innern nur aus Bälkchen besteht, welche bei genügender Zahl und Stärke die beschriebene Anordnung der Trajektorien einhalten, muss dieselbe Tragfähigkeit haben als ein massiver Balken, und da die Bälkchen nur axial auf Zug- und Druckfestigkeit in Anspruch genommen werden, so sind besondere Abscheerungstrajektorien überflüssig.

Das Gebilde besitzt aber auch ausser der funktionellen Struktur, eine funktionelle Gestalt, indem das letzte Trajektorium des einen Systems der Abgrenzungskante parallel ist, welche es selbst bildet, während die Trajektorien des andern Systems rechtwinkelig von ihm entspringen. Daher kommt es, dass, während auf der konvexen Seite die Trajektorien parallel resp. rechtwinkelig zur Abgrenzungskante des Balkens stehen, an der konkaven Seite im Bereich des dreieckigen Teils a F B die Trajektorien schräg enden und dieser Teil ohne Biegungswiderstand zu leisten, nur einen funktionslosen Anhang darstellt. Der funktionelle Teil des Balkens endigt mit der Trajektorie a B.

Nach diesen elementaren Ableitungen des Verlaufs den für den vorliegenden Fall in Betracht kommenden Trajektorien geht Roux auf die spezielle Bedeutung des Knochenpräparates selbst über. Die mit einander verwachsenen Knochenenden des Femur und der Tibia werden in erster Linie auf Biegung in Anspruch genommen. Die stärkste Biegung liegt etwas femoralwärts von einem kleinen an der konkaven Seite sich findenden Vorsprung. Um diese Stelle gruppieren sich alle Druck- und Zugbälkchen als Mittelpunkt der ganzen Konstruktion.

Der Strukturtypus I, den das Präparat unter der medialen Oberfläche zeigt, entspricht im wesentlichen der Biegungskonstruktion des Modells, nur an der konkaven Seite findet sich insofern eine Abweichung, indem sich hier die Druckbälkchen nicht zu einem Bogen zusammenschliessen, sondern von der Tibia nach der hintern Kompakta des Femur aufwärtssteigen, was auf einen besonders starken von dieser Kompakta herkommenden Druck schliessen lässt. Fig. 42 und Fig. 44.

Der Strukturtypus II, welcher den mittleren Sagittaldurchschnitten des Präparats entspricht Fig. 43, ist bei weitem der wichtigste. Zum Zweck der trajektoriellen Analyse desselben ahmte Roux das Präparat in einer dicken, bogenförmigen Gummiplatte (Fig. 45), in der Weise nach, dass er dieselbe von den Seiten her ausschnitt und dann zwischen je zwei seitlich gleichfalls ausgeschnittene Holzplatten befestigte, wie es Fig. 45 zeigt. Diese Holzplatten entsprechen der Kompakta des Prä-

parats. Den fraglichen Verlauf der Trajektorien erhielt Roux dadurch, dass den mit Paraffin bestrichenen Gummibalken gleichzeitig von gegenüberliegenden circumscripten Stellen einem Druck aussetzte, dessen pressende Kräfte etwas schräg gegeneinander wirken, entsprechend den Verhältnissen am Präparat. Wird nun das Modell auf diese Weise von beiden Seiten her zusammengebogen, so muss in ihm an der konkaven Seite Druck, an der konvexen Seite Zug entstehen. Der erstere wird durch die Balken BB, der letztere durch die Balken CC ausgeübt. Indem die Angriffspunkte beider Arten von Kräften, welche auf das Verbindungsstück einwirken beträchtlich von einander entfernt sind, entwickeln sich die beiden Beanspruchungssysteme zunächst selbständig. Die von beiden Angriffsstellen des Zuges CC ausgehenden Zugtrajektorien verbinden sich gegen die Mitte etwas divergierend mit einander, während die von BB beiderseits ausgehenden Drucktrajektorien, radiär nach allen Seiten ausgehend, in der Symmetrieebene, welche sie rechtwinkelig schneiden, auf einander stossen. So zeigen es Modell und Präparat übereinstimmend. Da aber die pressenden Schenkel B und C jederseits, entsprechend der Kompakta des Gesamtpräparats, ein einheitliches Ganzes darstellen, so müssen die beiden Arten der Beanspruchung ebenfalls aneinander gebunden sein. Je stärker das ganze Gebilde gebogen wird, je mehr nähert sich daher die Verbindungslinie der Enden der Zugstangen CC, derjenigen der Enden der Druckbalken BB. Dadurch aber entsteht ein Druck beider Beanspruchungssphären gegeneinander. Die an und für sich vorgewölbte Drucksphäre wird durch die Zugsphäre abgeplattet werden. Dieser Druck wird sich auf dem kürzesten Weg in rechtwinkelig zu beiden Systemen stehenden radiären Richtungen von der konkaven nach der konvexen Seite fortpflanzen.

Wenn dies Gebilde nicht massiv sein, sondern mit einem Minimum an Material der Beanspruchung genügen soll, so müssen zunächst kontinuierliche Bälkchen an der konvexen Seite, entsprechend den Zugtrajektorien und an der konkaven Seite, entsprechend den Drucktrajektorien vorhanden sein und wegen des sekundären Zuges und Druckes müssen beide Arten von Trajektorien durch schwächere rechtwinkelig zu ihm stehende Bälkchen verbunden sein. Um den Widerstand gegen die Biegung zu erhöhen muss dann noch ein drittes Stützsystem vorhanden sein, welches zwischen die beiden andern Systeme eingefügt, den konstanten Abstand derselben sichert. Dies System braucht deshalb nur an der innersten schwächeren Vereinigungsstelle beider Knochen vorhanden zu sein, da wie am Modell, an den beiden Röhrenknochen durch die dicke Kompakta die Druck- und Zugseite distal und proximal fest mit einander verbunden ist.

Es entspricht demnach die trajektorielle Struktur des Gummi-

modells Fig. 45 in allen charakteristischen Zügen dem II. Typus der Struktur des Knochenpräparats Fig. 43, abgesehen von einigen Resten der alten normalen Struktur am Femur.

Die Ähnlichkeit des I. und II. Strukturtypus, welche ihrer Hauptfunktion nach übereinstimmen, liegt auf der Hand. Die Unterschiede liegen darin, dass bei Typus II wenig seitlicher Druck einwirkt, dagegen ist hier das Stützsystem ausgebildet, welches eigentlich zum Drucksystem gehört und nur selbständiger ausgebildet ist. Die Besonderheiten des III. Typus erklären sich einfach dadurch, dass die beiden Kompakta der Knochen hinten nicht mit einander vereinigt sind. Daher fehlt hier der Druckwiderstand und damit eigentlich auch die Biegungsfestigkeit, sofern nicht die angrenzenden Teile des II. Typus nicht mit als Druckpolster gedient haben. Um die Näherung des die vordere Wand bildenden Zugsystems gegen die hintere Wand zu verhüten, trotzdem das kontinuierliche Drucklager fehlt, dienen die im Femur abwärts, in der Tibia aufwärts gegen das Zugsystem gerichteten Züge, welche letzteres rechtwinkelig durchsetzen.

Da das zugwiderstandleistende Organ des normalen Kniegelenks, die Sehne des M. quadriceps mit der Patella und dem Lig. patellare an der Zugseite fehlte oder insufficient war, so mussten an allen drei Typen die Zugbalken und in der Mitte das Stützsystem besonders kräftig ausgebildet sein, namentlich ersetzt letzteres die Funktion der Patella, allerdings natürlich nur in einer einzigen Stellung im Gegensatz zum normalen Knie. So ist es denn Roux durch eine höchst ingeniöse Methode gelungen, an einer ganz neu entstandenen Knochenstruktur, wo also der Faktor der Vererbung weniger mit hineinspielt, den mathematisch genauen Nachweis zu liefern, dass diese wunderbar feine Struktur genau der Funktion entspricht, dass die Natur mit einem Minimum von Material das Maximum der Beanspruchung leistet und zwar so, dass diese ganze Struktur durch den Einfluss der Funktion selbst auf die Knochenbildungszellen entstanden ist, wodurch also das Prinzip dieser funktionellen Struktur und die aus ihr resultierende funktionelle Gestalt mechanisch erklärt wird. Aus dieser Fähigkeit der funktionellen Anpassung der Knochen folgt der praktisch wichtige Schluss, dass, wenn man deformierten Stützorganen künstlich die Bedingungen zu normaler Funktionierung verschafft, sich beim Gebrauch allmählich die der normalen Funktion entsprechende Form und Struktur von selber herstellt, auf welchem Prinzip die funktionelle Orthopädie beruht. Das was uns an diesem wunderbaren Prinzip noch dunkel bleibt, ist die spezifische Wirkung des funktionell trophischen Reizes auf diese Knochenzellen selber, deren Thätigkeit durch die Funktion in bestimmte Richtung geleitet wird. Es wird auch hier die direkte Entstehung des

Zweckmässigen in die qualitative Leistung der Zellen als Elementarorganismen zurückverschoben und somit im Grunde auf ein reines Zellproblem reduziert.

Nach H. H. Hirsch kommt es bei diesen Verhältnissen lediglich auf den Stärkegrad des Druckes an. Für gewöhnlich gilt allerdings, dass der Knochen stärkeren Druckwirkungen nur an solchen Stellen den nötigen Widerstand zu leisten vermag, welche hierzu durch bestimmte anatomische Einrichtungen, sei es durch Überknorpelung oder Schleimbeutel, besonders geschützt sind. Andererseits aber wird gerade dort, wo stärkerer Druck erfolgt, Knochensubstanz verwandt. Zieht z. B. wie am gebeugten Knie die Sehne des Unterschenkelstreckmuskels im Winkel über knöcherne Teile hinweg, und wird dieselbe bei der Kontraktion des betreffenden Muskels gegen jene angedrängt, so wird zum Schutz gegen diese stärkere Druckwirkung das Sehnengewebe durch das druckfestere Gewebe der Patella ersetzt. Demselben Zweck dienen auch die kleineren Sesambeine, so das Os pisiforme in der Endsehne des M. flexor carpi ulnaris, welche bei jeder Dorsalflexion, also z. B. beim Greifen und ferner beim Aufstützen des Handtellers, von dem Handwurzelknochen stärker gedrückt werden würde. Das gleiche gilt für die Sesambeine in der Kapsel des I. Metatarsophalangealgelenkes, wo dieselbe dem starken Druck des Köpfchens des I. Mittelfussknochens beim Stehen ausgesetzt ist. Dies alles deshalb, weil die aus parallelfaserigem Bindegewebe bestehenden Sehnen uud Bänder zwar sehr zugfest, aber verhältnismässig nur wenig druckfest sind, jedenfalls ist ihre Druckfestigkeit viel geringer, als die des Knochens und des Knorpels. Die mechanische Bedeutung der Sesambeine besteht also nach H. H. Hirsch darin, dass durch ihre Einschaltung die betreffenden Sehnen in den Stand gesetzt werden, an den fraglichen Stellen bei starker Zugspannung zugleich einen starken Druck gegen die knöcherne Unterlage auszuhalten.

Erfolgt dagegen ein schwächerer Druck hinreichend lange auf Stellen der Knochenoberfläche, welche zur Druckaufnahme nicht spezifisch geeignet sind, so erfolgt ein Schwund derselben, wie bei allen anderen Geweben. So vermag ein ganz weiches Sarkom im Periost oder dessen Nachbarschaft den Knochen zu usurieren, ebenso eine unter der Kopfhaut sich entwickelnde Dermoidcyste, obschon der hiervon ausgeübte Druck keineswegs stark sein kann. Steigt der Druck in der Vena jugularis interna über den mittleren Blutdruck, so erweitert sich das Foramen jugulare. Der Pulsschlag der ausgebuchteten Aorta führt zur Zerstörung der Wirbel. Andererseits gilt für den starken Druck gerade das Gegenteil, er schädigt den Knochen nicht nur nicht, sondern wirkt sogar verstärkend auf denselben, indem er auf die Knochenbildungszellen einen spezifisch trophischen Einfluss ausübt.

während der schwache Druck das eben nicht thut. Niemals wird Usur des Schädeldaches durch das Tragen schwerer Lasten auf dem Kopfe erzeugt. Auf die Knochenprothese des Bierschen Amputationsstumpfes drückt das ganze Körpergewicht, ohne dass die Knochenfläche den geringsten Schaden erleidet. Da die Druckfestigkeit des Knochens (die Rauberschen Untersuchungen ergeben für den Quadratmillimeter Querschnitt eine Druckfestigkeit 11,3—16,8 kg) eine ausserordentlich grosse ist, entsprechend seiner Funktion druckfest zu sein, so wird derselbe, wie H. H. Hirsch betont, eben nur durch starke nicht durch schwache Druckspannungen funktionell in Anspruch genommen. Der trophische Reiz der Funktion veranlasst nach diesem Autor die tiefer in der Knochensubstanz liegenden Zellen zu erhöhter Thätigkeit und dadurch bedingter besserer Ernährung auch des peripheren Knochenmaterials, während der schwächere Druck nicht ausreicht, um in dem Knochenmaterial Spannungen hervorzurufen, die stark genug sind, dasselbe funktionell zu beanspruchen, dagegen vollkommen genügt, die zartere Innenschicht des Periostes und ihre knochenbildenden Zellen zu zerstören und die peripheren Teile des Knochens, deren trophische Reizschwelle durch den schwachen Druck nicht erreicht wird, lediglich schädigt. Es liegen also beim Knochengewebe ganz ähnliche Verhältnisse wie bei der Wandung der Blutgefässe vor, welche ebenfalls starke Druckwirkungen ertragen, schwachen dagegen nachgeben. Man hat vielfach zum Beweis für die Ausarbeitung des Knochenreliefs durch die Druckwirkung der anliegenden Weichteile die Thatsache herangezogen, dass die Endsehnen mancher Muskeln in rinnen- und furchenförmigen Vertiefungen verlaufen, welche der Form dieser Sehnen genau angepasst erscheinen. H. H. Hirsch führt gegen diese Auffassung, dass die Sehnen durch ihren Druck diese Vertiefungen erzeugt haben, folgende Gründe ins Gefecht. Es ist nach ihm a priori höchst unwahrscheinlich, dass die Sehnen überhaupt einen irgendwie nennenswerten Druck auf den Knochen ausüben, denn in den meisten Fällen, wie z. B. die Sehne des langen Bicepskopfes im Sulcus bicipitalis des Oberarmes und die Endsehnen der Hand- und Fingerstreckmuskeln an der dorsalen Fläche des distalen Radiusendes verlaufen in den sie umschliessenden Sehnenscheiden, welche durch die Synovia schlüpfrig erhalten wird, ohne merkliche Reibung, und es überhaupt wunderbar wäre, wenn so zarte Gebilde, wie diese Schleimscheiden, erheblichem Druck ausgesetzt wären. H. H. Hirsch erklärt sich die Entstehung dieser Furchen des Knochenreliefs dadurch, dass sie keine Eindrücke darstellen, sondern dass vielmehr die Leisten oder höckerartigen Vorgänge, welche die Rinnen begrenzen, als die primären Bildungen anzusehen sind, welche durch Zugkräfte eine Verstärkung erfahren haben, während der nicht verstärkte zwischen ihnen liegende Teil der Knochen-

oberfläche dann als Rinne imponiert. An der dorsalen Seite des distalen Radiusendes sind es z. B. die Anheftungen des Lig. carpi dorsale, welche bei der Kontraktion der Hand- und Fingerstrecken durch die Sehnen eine Spannung erfahren, welche sich auf die betreffenden Stellen des Knochens fortsetzt und dieselbe leistenförmig heraus arbeitet. Ähnliches gilt nach H. H. Hirsch für den Sulcus bicipitalis der vorderen Seite des Oberarmknochens. Durch den Zug der Ansätze der Mm. supraspinatus, infraspinatus, teres minor und des M. pectoralis major wird die Bildung des Tuberculum major und seiner Crista einerseits durch den Zug der Ansätze der Mm. subscapularis, latissimas dorsi und des M. teres major die Bildung des Tuberculum minor und seiner Crista andererseits hervorgerufen. Damit stimmt der Befund Jössels, dass der Sulcus bicipitalis, trotz des Fehlens des langen Bicepskopfes mit seiner Sehne, doch deutlich vorhanden ist, wenn auch von seichterer Beschaffenheit wie bei Menschen mit normaler Muskulatur. Die geringe Tiefe ist nach H. H. Hirsch wohl auf eine Muskelschwäche des betreffenden Individuums zurückzuführen. Andere Eigentümlichkeiten des Knochenreliefs ebenso wie die Nerven- und Gefässkanäle führt unser Autor auf eine erblich entstandene Einrichtung zurück. Doch erscheint diese ganze Beweisführung nicht einwurfsfrei. Es könnte sehr wohl sein, dass diejenigen, welche wie Roux die Entstehung der Rinnen auf den Druck der Sehnen beziehen, doch zum Teil im Rechte wären. Es wäre nämlich sehr wohl denkbar, dass beides, sowohl die Zugspannung der Muskel- und Bänderansätze als auch der schwache Druck von seiten der Muskel und Sehnen bei der Ausbildung des Reliefs mitwirkt, ja letzte Wirkung wäre ja eigentlich geradezu eine Konsequenz der von H. H. Hirsch betonten spezifischen Wirkung des schwachen Drucks auf den Knochen. Jedenfalls dürfte doch dieser Einfluss während der Entwickelung neben der Vererbung an den Durchtrittsstellen der Gefässe und Nerven sehr in Betracht kommen; man denke nur an die Abweichungen von der Norm! Auch erscheint mir die offenbar vorhandene Befürchtung von H. H. Hirsch, dass durch Annahme nur solcher schwachen Druckwirkungen der Weichteile auf den Knochen während dessen Entwickelung, die Lehre von der funktionellen Gestalt des letzteren in Frage gestellt werden könnte, ziemlich grundlos zu sein, denn diese kann sehr wohl trotz eines gewissen mehr sekundären formgebenden Einflusses seitens der Weichteile in erster Linie zur Geltung kommen. Durch diese Anordnung wird nach meiner Meinung die schöne, im folgenden weiter zu besprechende Untersuchung nur wenig berührt. Geradezu falsch ist es dagegen, wenn H. H. Hirsch o priori eine Prägung der Knochenform durch den Druck der Weichteile ausschliessen will, weil bei dem physikalischen Vorgang der

Prägung nicht eine Zerstörung von Material, sondern stets eine Veränderung der Form eines weicheren Körpers durch den Druck eines härteren stattfindet, sodass es eine physikalische Unmöglichkeit wäre, dass weiche Teile den harten Knochen ihre Form aufprägen sollten. Es gelten nämlich ohne weiteres keineswegs alle physikalischen Gesetze ebenso gut für die belebten, wie für die unbelebten Körper, das haben wir durch die Untersuchungen W. Rouxs über die wunderbaren Eigenschaften der Blutgefässwandungen mit hinreichender Sicherheit kennen gelernt, denn diese können starken Druck aushalten und sind für schwächsten Druck plastisch nachgiebig, besitzen also Eigenschaften, wie sie ein fester lebloser Körper niemals haben kann. Diese Durchbrechung der physikalischen Gesetze durch die organischen Bildungen ist natürlich nur eine scheinbare, lediglich bedingt durch unsere geringe Kenntnis von den wechselvollen inneren mechanischen Kräften der Zellen. Aber gerade die von H. H. Hirsch angeführten Beispiele sprechen doch sehr für ähnliche wunderbare Eigenschaften der Knochensubstanz, wie wir sie von der Gefässwandung her kennen!

H. H. Hirsch hat den Nachweis der funktionellen Gestalt des Schienbeins in der Weise zu liefern versucht, dass er zunächst sich darüber Aufschluss verschaffte, innerhalb welcher allgemeinen Grenzen sich die mechanische Beanspruchung des Schienbeins bei der Verwendung der unteren Gliedmassen vollzieht. Da es bei diesen Nachweisen für uns nicht nur auf das Resultat, sondern auch auf die Art der Gewinnung ankommt, so werde ich auch hier wieder auf die Methode der Untersuchung von H. H. Hirsch näher eingehen.

Die Analyse der mechanischen Beanspruchung des Schienbeins dieses Autors hat folgendes Ergebnis gehabt. Das in seinen Gelenken bewegliche Skelet der unteren Extremität bildet einen zusammengesetzten Hebel. Die auf ihn einwirkenden Kräfte sind einmal der Druck der Körperlast, andererseits der Zug der Muskel- und Bänderspannungen. Diese mehr oder weniger schräg zur Längsachse des Schienbeins gerichteten Kräfte können nach dem Parallelogramm der Kräfte zerlegt werden in solche, welche in der Längsrichtung des Knochens wirken, und in solche, die senkrecht zu derselben gerichtet sind. Die ersteren rufen Beanspruchung auf Druck oder, da das Schienbein viel länger als dick ist, Beanspruchung auf Strebefestigkeit hervor, die letzteren Schubspannungen und Biegungsbeanspruchungen hervor. Diese Biegungsbeanspruchungen erfolgen in einer nahezu sagittalen Ebene, weil im Kniegelenk der Unterschenkel sich gegen den Oberschenkel um eine fast frontal gestellte Achse dreht und die Drehachse des Sprunggelenks ebenfalls nahezu frontal gestellt ist. Nur bei gewisser Körperhaltung kommen auch Biegungsbeanspruchungen in frontaler Ebene vor. Ferner

kommt aber auch die geringe Torsion in Frage. Die verschiedenen Beanspruchungsarten des Schienbeins hängen ganz von der verschiedenen Verwendung des Beines ab; daher besteht nach H. H. Hirsch die Hauptaufgabe darin, zunächst diese verschiedenen Haltungen zu analysieren, deshalb sind besonders typische Haltungen aus der unendlichen Menge der möglichen ausgewählt. Diese drei Haltungen sind 1. das Stehen auf einem im Knie gestreckten Bein, 2. das Stehen auf einem im Knie gebeugten Bein, 3. das Stehen auf beiden im Knie gestreckten Beinen.

Bei der ersten Stellung, also beim Stehen auf einem im Knie gestreckten Bein, trägt dieses die ganze Körperlast, dabei hat die mechanische Berechnung, auf die hier leider nicht eingegangen werden kann, ergeben, dass bei dieser Stellung die Tibia ausser Strebe- und Schubbeanspruchungen eine Biegungsbeanspruchung erfährt, welche proximalwärts wachsende Momente erzeugt und welche bestrebt ist, den Knochen dorsalwärts auszubiegen, sodass die konkave Seite des Bogens nach vorn gerichtet ist.

Bei der zweiten Stellung, also beim Stehen auf einem im Knie gebeugten Bein, erfährt, nach den mechanischen Ermittelungen unseres Autors, das Schienbein neben Schub- und Strebebeanspruchungen wie bei der ersten Stellung eine proximalwärts wachsende Biegungsbeanspruchung, doch in diesem Falle so, dass hier die angreifenden Kräfte bestrebt sind, das Schienbein in umgekehrtem Sinne wie bei der ersten Stellung nach vorne durchzubiegen.

Bei der dritten Stellung, also beim Stehen auf beiden im Knie gestreckten Beinen, erfährt das Schienbein aussen Strebe- und Schubbeanspruchung, eine Beanspruchung welche eine Ausbiegung desselben lateralwärts erstrebt. Dabei bewirken die Kräfte das grösste Moment in der Mitte des Knochens, distalwärts nimmt das Moment zunächst rasch bis auf die Hälfte ab, weiterhin langsamer, um am distalen Ende bis auf Null herabzusinken, proximalwärts verkleinert sich das Moment gleichmässig und in geringem Grade, sodass es am proximalen Ende des Schienbeins noch über die Hälfte seiner grössten Stärke besitzt.

Die Untersuchung dieser drei Körperhaltungen reicht nach den eingehenden Erwägungen, welche H. H. Hirsch über diesen Punkt anstellte, aus, um bestimmte allgemeine Sätze über die Art und Weise der Beanspruchung des Schienbeins bei der gesamten physiologischen Verwendung der unteren Gliedmassen aufzustellen. Von besonderer Bedeutung für die funktionelle Gestalt unseres Knochens ist dabei die auffallende Thatsache, dass das Schienbein in sagittaler Ebene bald vorwärts, bald rückwärts eine Biegung erfährt, in frontaler Ebene dagegen konstant eine solche lateralwärts.

Im Ganzen genommen wird also das Schienbein auf zusammengesetzte Festigkeit in Anspruch genommen, auf Druck- und Strebefestigkeit, auf Torsionsfestigkeit, auf Schub- und Biegungsfestigkeit. Diese Biegungsfestigkeit erfolgt einmal als schwache in der frontalen und sodann stärker in der sagittalen Ebene. In der frontalen Ebene wird die Ausbiegung konstant lateralwärts erstrebt und nimmt distal- und proximalwärts stetig ab, während in der sagittalen Ebene die Ausbiegung abwechselnd nach vorn und nach hinten erfolgt und stetig vom distalen Ende bis in das proximale Ende wächst.

Um die dieser Funktion angepasste Gestalt der Tibia in ihrer Bedeutung zu verstehen, gehe ich an der Hand der Arbeit von H. H. Hirsch auf einige Punkte der theoretischen Mechanik näher ein, welche zugleich eine Erweiterung der bereits früher besprochenen mechanischen Verhältnisse darstellen.

Bei allen langen Röhrenknochen, wie wir sie in der Tibia vor uns haben, bedingt die Hohlheit des Schaftes eine Erhöhung der Biegungs- und Bruchfestigkeit. Dies beruht darauf, dass das Widerstandsmoment des Querschnitts grösser wird, je weiter von dem Mittelpunkt desselben das zu beanspruchende Material angebracht wird. Wird das freie Ende eines horizontal eingespannten Balkens entsprechend belastet, dasselbe also auf Biegungsfestigkeit genügend in Anspruch genommen, so wird derselbe sich so biegen, dass er oben konvex und unten konkav ist. Die Teile der Konvexität werden gedehnt also auf Zug beansprucht, diejenigen der Konkavität dagegen auf Druck beansprucht werden. Zwischen beiden Schichten liegt eine neutrale Zone, die weder auf Zug noch auf Druck in Anspruch genommen wird, dagegen wirken hier die scheerenden Kräfte. Die Spannung der Teile des Balkens wächst natürlich proportional der Entfernung von dieser neutralen Schicht, sodass sie an der äussersten Konvexität der Zugseite und an der äussersten Konkavität der Druckseite ihr Maximum erreicht. Auf den Querschnitt des Balkens bezogen kann man sagen, der Querschnitt wird durch die neutrale Schicht, welche ihn in einer graden Linie schneidet, in zwei Teile geschieden, von denen der eine auf Zug, der andere auf Druck beansprucht wird. Diese grade Linie bezeichnet man als die Achse des Querschnitts. Das Widerstandsmoment eines Querschnitts wird ausgedrückt durch die Summe der Produkte aus den einzelnen Flächenteilchen des Querschnitts und dem Quadrat ihres Abstandes von der neutralen Achse. Es ist also das Widerstandsmoment eines Querschnitts bei gleichem Material um so grösser, je weiter von der neutralen Achse die Querschnittsfläche angeordnet ist und ist daher, abgesehen von der kreisrunden Form, welche für unsern Fall nicht in Betracht kommt, natürlich in weitem Masse abhängig von der Form des Querschnitts.

Ist z. B. der Querschnitt reckteckig, so besitzt derselbe eine verschiedene Biegungsfestigkeit, je nachdem der kürzere oder der längere Durchmesser in die Biegungsebene zu liegen kommt.

Demnach besitzt ein Balken, dessen Querschnitt in dem einen Durchmesser a, im daraufsenkrechten 2 a beträgt, eine doppelt so grosse Tragfähigkeit, wenn die breitere Seite parallel der Biegungsebene steht, er also über die schmalere Seite gebogen wird.

Ein anderer Punkt, der für die mechanische Beanspruchung der langen Röhrenknochen in Betracht kommt, ist die gegen das eine oder beide Ende gerichtete Umfangszunahme der Knochen. Es entspricht dieses Verhältnis im allgemeinen nach Rauber und Hirsch dem Bestreben, der in ihrer Längsrichtung belasteten Tragsäule in jedem Querschnitt die gleiche Sicherheit gegen Einknickung zu geben. Speziell

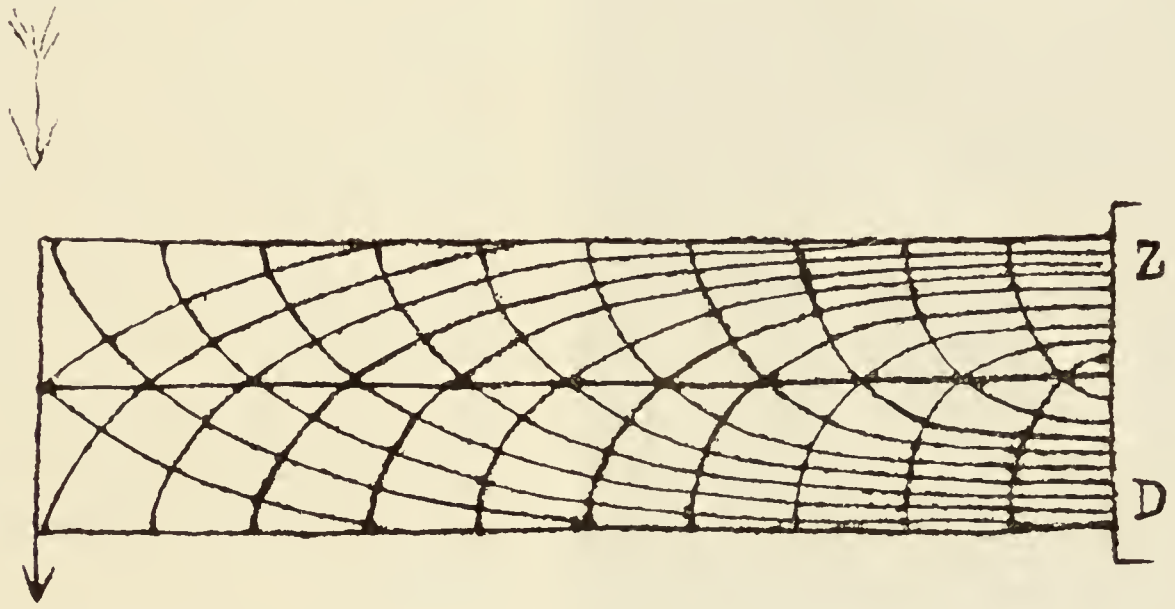


Fig. 46.

Die Spannungstrajektorien im horizontal eingespannten und am freien Ende belasteten Balken nach Schwendener, aus E. Zschokke. Weitere Untersuchungen über das Verhältnis der Knochenbildung zur Statik und Mechanik des Vertebraten-Skelettes.

beim Schienbein würde noch das Moment hinzukommen, dass durch die starke proximale Verdickung eine der proximalwärts wachsenden Beanspruchung entsprechende Verstärkung geschaffen wurde.

Am Schienbein finden wir folgende typischen, bei anderen langen Röhrenknochen nicht vorhandenen Eigentümlichkeiten: erstens eine ausgesprochen mehr oder weniger rechtwinklig dreieckige Gestalt des Querschnitts in dem distalen Teil des Knochens und zweitens eine proximalwärts besonders in der Richtung des Tiefendurchmessers erfolgende Umfangszunahme des Querschnitts. Wäre das Schienbein nur auf Strebefestigkeit gebaut, so würde ein kreisförmiger Durchschnitt diesem Zweck am besten entsprechen, dagegen entspricht die dreieckige Querschnittsform in hohem Masse der Biegungsfestigkeit, welche als die Hauptbeanspruchung dieses Knochens anzusehen ist. Die Biegungsbeanspruchung des Schienbeins erfolgt, wie wir gesehen haben, einmal in einer frontalen

und dann in einer fast sagittalen Ebene. Es muss also das Widerstandsmoment des Querschnittes in diesen beiden Ebenen möglichst gross sein.

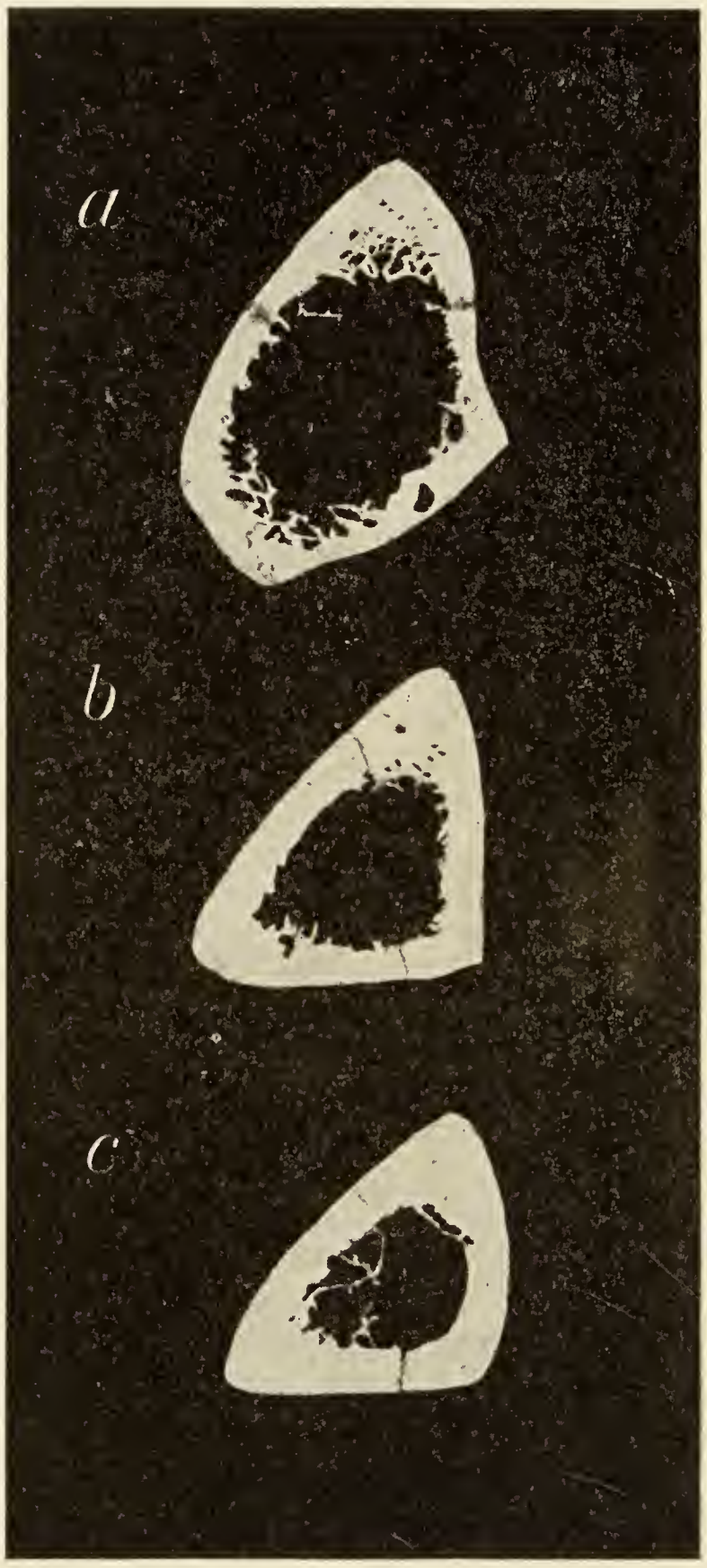


Fig. 47.

Querschnitte eines gewöhnlichen (rechten) Schienbeines, *a* von der Grenze des oberen Drittels, *b* aus der Mitte, *c* von der Grenze des unteren Drittels. Nach H. H. Hirsch: Die mechanische Bedeutung der Schienbeinform.

Dieser Beanspruchung genügt aber die dreieckige Form des Schienbeinquerschnittes in hohem Masse, indem sie für die beiden Ebenen der physiologischen Biegung die grössten Widerstandsmomente bietet.

Aber dieser Forderung würde auch jeder rechteckig symmetrische Querschnitt genügen und somit müssen noch andere Momente zur Entstehung der charakteristischen Dreiecksform in Betracht kommen. H. Hirsch glaubt diese in dem Umstande gefunden zu haben, dass die Beanspruchung des Schienbeins auf Biegung in der frontalen Ebene konstant lateralwärts, in der sagittalen, dagegen abwechselnd nach vorne und nach hinten erfolgt.

Es kommt nämlich bei einer Biegungsbeanspruchung, welche konstant in einer Richtung erfolgt, in Bezug auf die zweckmässige Anordnung des Materials durchaus darauf an, ob dasselbe eine gleiche Zug- und Druckfestigkeit besitzt oder ob diese Festigkeitskoeffizienten ungleich gross sind.

Um dieses Argument für die Gestalt unsers Knochens zu verstehen, müssen wir wieder auf die theoretische Festigkeitslehre eingehen.

Da bei einem auf Biegung beanspruchten Balken die Werte der auf der konvexen Seite entstehenden Zugspannungen und der auf der konkaven Seite erfolgenden Druckspannungen genau proportional mit

der Entfernung von der neutralen Achse zunehmen, so sind die Druck- und Zugspannungen an entsprechenden Punkten stets gleich gross. Besitzt das angewandte Material wie z. B. das Schmiedeeisen gleiche Zug- und Druckfestigkeit, so ist für dieses Material diejenige Querschnittsform die zweckmässigste, wo die neutrale Achse genau in der Mitte zwischen der äussersten Zug- und der äussersten Druckspannung liegt. Ganz anders liegt aber der Fall, wenn das Material, wie z. B. das Gusseisen, eine doppelt so grosse Druckfestigkeit als Zugfestigkeit besitzt. Hier würde eine solche Form des Querschnitts höchst unzweckmässig sein, weil, wenn der höchste Grad der Zugfestigkeit des Materials auf der einen Seite erreicht wäre, die auf der andern Seite vorhandene Druckfestigkeit noch lange nicht ausgenützt wäre.

In der Konstruktionstechnik verwendet man, um eine Materialverschwendung zu vermeiden, stets Querschnitte von gleicher Festigkeit, welche so beschaffen sind, dass auch bei einem Material von ungleichen Festigkeitskoeffizienten die Abstände der stärkst gezogenen und der stärkst gedrückten Teile von der neutralen Achse sich verhalten wie die höchsten zulässigen Spannungen für Zug und Druck. Als Querschnitt gleicher Festigkeit dient daher für das Schmiedeeisen, dessen Zug- und Druckfestigkeit gleich gross ist, ein Querschnittsprofil von der Gestalt eines doppelten $\top$ ($\perp\!\!\!\perp$). Hier sind die stärkst gedrückten und gezogenen Schichten gleich weit von der neutralen Achse entfernt. Für Gusseisen dagegen mit seiner doppelt so grossen Druck- als Zugfestigkeit wird die Anwendung etwas komplizierter. Man wählt zwar hierfür ein langes $\top$ Profil von solchen Verhältnissen, dass die äusserste gedrückte Schicht sich in dem doppelten Abstand von der neutralen Achse befindet als die äusserst gezogene Faserschicht; dadurch wird erreicht, dass bei genügend weit getriebener Belastung die Spannung zu gleicher Zeit auf jeder Seite des Querschnitts ihren höchsten zulässigen Wert erreicht. Dabei aber muss die Verwendung des Querschnitts stets so erfolgen, dass die Biegungsbeanspruchung, deren Richtung stets konstant sein muss, so einwirkt, dass die äusserste Schicht mit dem kleinen Abstand stets auf Zug beansprucht wird. Geschähe das Umgekehrte, so würde die Tragfähigkeit desselben gusseisernen Balkens nur halb so gross sein.

Übertragen wir dieses Prinzip auf den Knochen, so ist daran zu erinnern, dass nach den Untersuchungen von Rauber die Zugfestigkeit der Compacta geringer ist als ihre Druckfestigkeit und zwar verhalten sich beide Festigkeitskoeffizienten bei Individuen mittleren Alters wie 3 : 4. Ein Verhalten, welches also annähernd demjenigen des Gusseisens (1 : 2) entspricht. Danach wäre für den „Querschnitt gleicher Festigkeit“ für die Knochensubstanz eine solche Anordnung die günstigste, dass bei

konstanter Richtung der Biegungsbeanspruchung der Abstände der äussersten Schichten auf der Zug- und der Druckseite sich verhalten wie 3 : 4.

Bei der Tibia ist nur die Richtung der Beanspruchung in der frontalen Biegungsebene thatsächlich eine konstante und es würde demnach die zweckmässigste Form die sein, bei der sich die Abstände der äussersten Schicht auf der lateralen Zug- und der medialen Druckseite

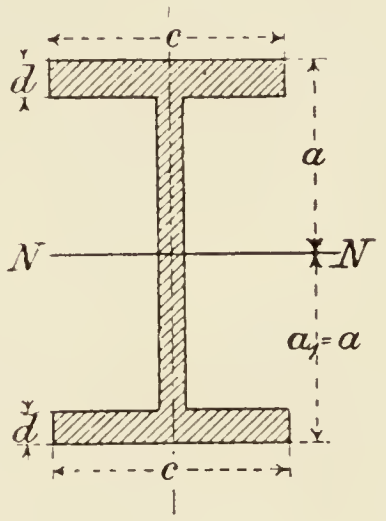


Fig. 48.

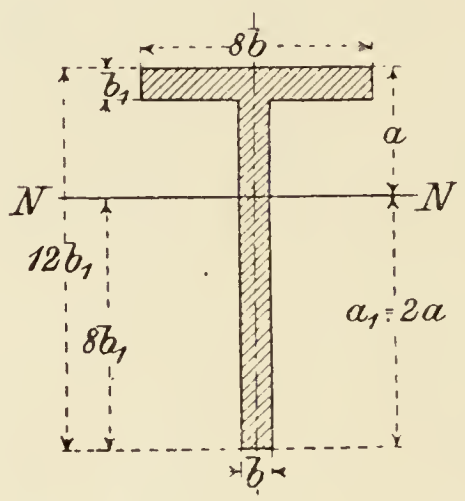


Fig. 49.

Fig. 48. Träger für Schmiedeeisen. Querschnitt. $a = a_1$. Abstände der stärkst gedrückten Schicht und der stärkst gezogenen Schicht von der neutralen Aehse NN sind gleich. Nach H. H. Hirsch.

Fig. 49. Träger für Gusseisen. Querschnitt. $a_1 = 2a$. Der Abstand der äussersten gedrückten Schicht von der neutralen Axe ist doppelt so gross wie der der äussersten gezogenen Schicht. Nach H. H. Hirsch.

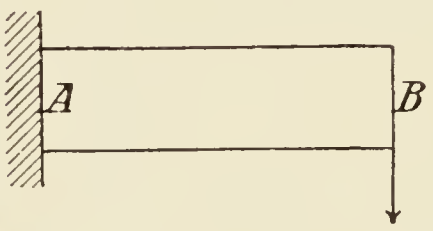


Fig. 50.

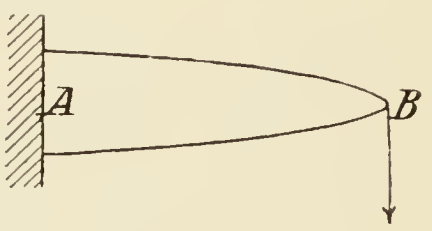


Fig. 51.

Fig. 50. Träger mit gefährlichem Quersehnitt. Nach H. H. Hirsch.

Fig. 51. Träger von gleicher Biegungsfestigkeit. Nach H. H. Hirsch: Die mechanische Bedeutung der Schienbeinform.

von der für die frontale Biegung gegebenen neutralen Achse verhalten wie 3 : 4. Nach H. H. Hirsch ist von allen den denkbaren Querschnittsformen, welche die Tibia haben könnte, weil sie für die beiden Ebenen der thatsächlichen physiologischen Biegung die grössten Widerstandsmomente bieten, die dreiecksähnliche Profilform zur Verwendung gekommen, weil nur diese Form für die Tibia, auf die ja in der frontalen Ebene die Biegungskräfte in konstanter Richtung einwirken, die Eigenschaften eines Querschnitts von gleicher Festigkeit besitzt. Wäre der Querschnitt der Tibia mathematisch genau dreieckig, so würde

die der Grundlinie parallele Schwerlinie die Höhe in einem Punkt schneiden, der doppelt so weit von der Spitze des Dreiecks entfernt liegt, wie von der Grundlinie.

Da nun aber der Querschnitt des Schienbeins von der Form eines mathematischen Dreiecks erheblich abweicht, und die Lage des Schwerpunkts, namentlich auch durch die verschiedene Stärke des einzelnen Wandungsabschnittes modifiziert wird, indem die Wandstärke an der medialen Kante grösser ist als an der lateralen Seite, so wird hier die Lage des Schwerpunkts oder die Lage der neutralen Achse für die Biegung in der frontalen Ebene in dem Sinne verschoben, dass nur der Abstand von der lateralen Seite vergrössert, von der medialen Seite verkleinert wird. Der Quotient, welcher beim Dreieck gleich 1 : 2 sein würde, wird hier annähernd gleich 3 : 4. Dagegen liegen die Verhältnisse in der sagittalen Ebene anders. Hier, wo die Biegung nicht in konstanter Richtung, sondern abwechselnd nach vorn und nach hinten erfolgt, ist es gerade zweckmässig, dass die Abstände der stärkst beanspruchten Schichten von der neutralen Achse mehr oder weniger gleich gross sind. Daher finden wir die vordere Kante gegenüber der hinteren Seite derartig verstärkt, dass die Lage des Schwerpunkts beträchtlich weiter nach vorn gerückt ist.

Ein weiteres Moment der Gestaltungsform der Tibia besteht in der proximalwärts, namentlich im Tiefendurchmesser erfolgenden Umfangszunahme des Querschnitts, d. h. also die Tibia wird proximalwärts bedeutend dicker. Die Mechanik lehrt, dass der Querschnitt eines auf Biegung beanspruchten horizontal eingespannten und an seinem freien Ende belasteten Balkens um so stärker beansprucht wird, je weiter er vom Angriffspunkt der Last entfernt ist, sodass also die Einspannungsstelle die am stärksten beanspruchte ist; denn an einem solchem Balken ist das Moment der äusseren Kraft (das Biegungsmoment) gleich dem Produkt aus der Last und der Entfernung des betreffenden Querschnittes von dem Angriffspunkt der Last. Fig. 46, Fig. 50 und Fig. 51.

Ein solcher Balken wird dann eine zweckmäsige Gestalt in Bezug auf die grossmöglichste Ausnutzung des Materials haben, wenn seine einzelnen Querschnitte sich nach der Einspannungsstelle hin, entsprechend der Zunahme der Biegungsmomente, vergrössern, also die Widerstandsmomente der einzelnen Querschnitte in den gleichen Verhältnissen wachsen wie die Biegungsmomente. Nur in diesem Fall kann die Festigkeit des Materials in allen Querschnitten gleichmässig ausgenutzt werden. Ein so beschaffener Träger ist ein Körper von gleicher Biegungsfestigkeit. Würden dagegen die Querschnitte alle gleich sein, so würde beim Überschreiten der maximalen Beanspruchung der Bruch schon an der Einspannungsstelle erfolgen, ehe die Festigkeit der weiter entfernten Quer-

schnitte ausgenützt wäre. Es wäre das ein Träger mit „gefährlichem Querschnitt“.

Falls die Tibia nur in frontaler Richtung auf Biegung beansprucht würde, wobei das grösste Moment in der Mitte des Knochens liegt, so wäre es durchaus zweckmässig, wenn der grösste Querschnitt in der Mitte des Knochens läge. Wie aber die Analyse der Beanspruchung ergeben hat, nimmt die Beanspruchung des Schienbeins in der sagittalen Biegungsebene vom distalen Ende bis in das proximale des Knochens konstant zu. Diese Zunahme der Beanspruchung in der sagittalen Biegungsebene ist es gerade, welche ein proximalwärts erfolgendes Wachstum des Widerstandsmoments des Querschnittes erforderlich macht. In der That sehen wir an den Formverhältnissen der Tibia dieses mechanische Postulat in grosser Vollkommenheit erfüllt. So erklärt sich aufs Beste das unverhältnismässige Wachsen des Tiefendurchmessers im proximalen Teil des Schaftes, sodass sich hier sogar die ursprüngliche Dreiecksform des Querschnitts mehr und mehr verliert. So erhält denn das Schienbein entsprechend seiner sagittalen Biegungsbeanspruchung den Charakter eines Körpers von gleicher Biegungsfestigkeit.

Diese theoretischen Betrachtungen werden nach H. H. Hirsch durch das Experiment aufs Beste bestätigt. Schon Messerer hat nachgewiesen, dass das Schienbein in der Biegung über die vordere Kante, also entsprechend der sagittalen Biegungsebene, eine weit grössere Bruchlast erfordert, als bei Biegung über die mediale Fläche, also in einer schräg gestellten Ebene. Die von Hirsch selber angestellten Versuche ergaben, dass bei der überwiegenden Mehrzahl der auf Biegungsfestigkeit geprüften Schienbeine bei der Biegung über die laterale Fläche eine kleinere Bruchlast erforderlich war als bei der Biegung über die mediale Kante, sodass also ein und dasselbe Schienbein in einem bestimmten Querschnitt eine geringere Festigkeit bei der medialwärts erfolgten Ausbiegung bietet als bei solcher lateralwärts, woraus dann also hervorgeht, dass das Schienbein für Biegung in sagittaler und frontaler Ebene ein besonders grosses Widerstandsmoment besitzt. Es war ein solcher experimenteller Beweis dafür, dass der dreieckige Schienbeinquerschnitt ein solcher gleicher Festigkeit für frontale Biegungsbeanspruchung ist, deshalb sehr erwünscht, da das erforderliche Verhältnis der Abstände der äussersten Schichten von der neutralen Achse nur schätzungsweise festgestellt werden konnte. Gerade wie ein ⊤ Träger aus Gusseisen, bei welchem die Abstände der stärkst gezogenen und stärkst gedrückten Schichten sich wie 1 : 2 verhalten, bei Biegung in verkehrter Richtung (also in solcher, dass die äusserste Schicht mit dem grössten Abstand von der neutralen Achse auf Zug beansprucht wird) nur die Hälfte der Tragfähigkeit besitzt als bei der Biegung in der

anderen Richtung, so muss eben auch das Schienbein, wenn es gegenüber der frontalen Biegungsbeanspruchung einen Querschnitt gleicher Festigkeit besitzen soll, eine erheblich kleinere Bruchlast erfordern bei Ausbiegung medialwärts als bei solcher lateralwärts.

Nach H. H. Hirsch liegt also die mechanische Bedeutung der Gestalt der Tibia darin, dass der, einem rechtwinkligen Dreieck sich nähernde Querschnitt im distalen Teil des Schaftes für die im Leben vorkommenden Biegungen in der frontalen und nahezu sagittalen Ebene ein möglichst grosses Widerstandsmoment bietet und in Bezug auf die in der frontalen Ebene konstant lateralwärts erfolgende Biegungsbeanspruchung einen Querschnitt von gleicher Festigkeit darstellt. Andrerseits verleiht die proximalwärts hauptsächlich im Tiefendurchmesser erfolgende Umfangszunahme der Querschnitte dem Schienbein gegenüber der sagittalen Biegungsbeanspruchung die Eigenschaften eines Körpers von gleicher Biegungsfestigkeit.

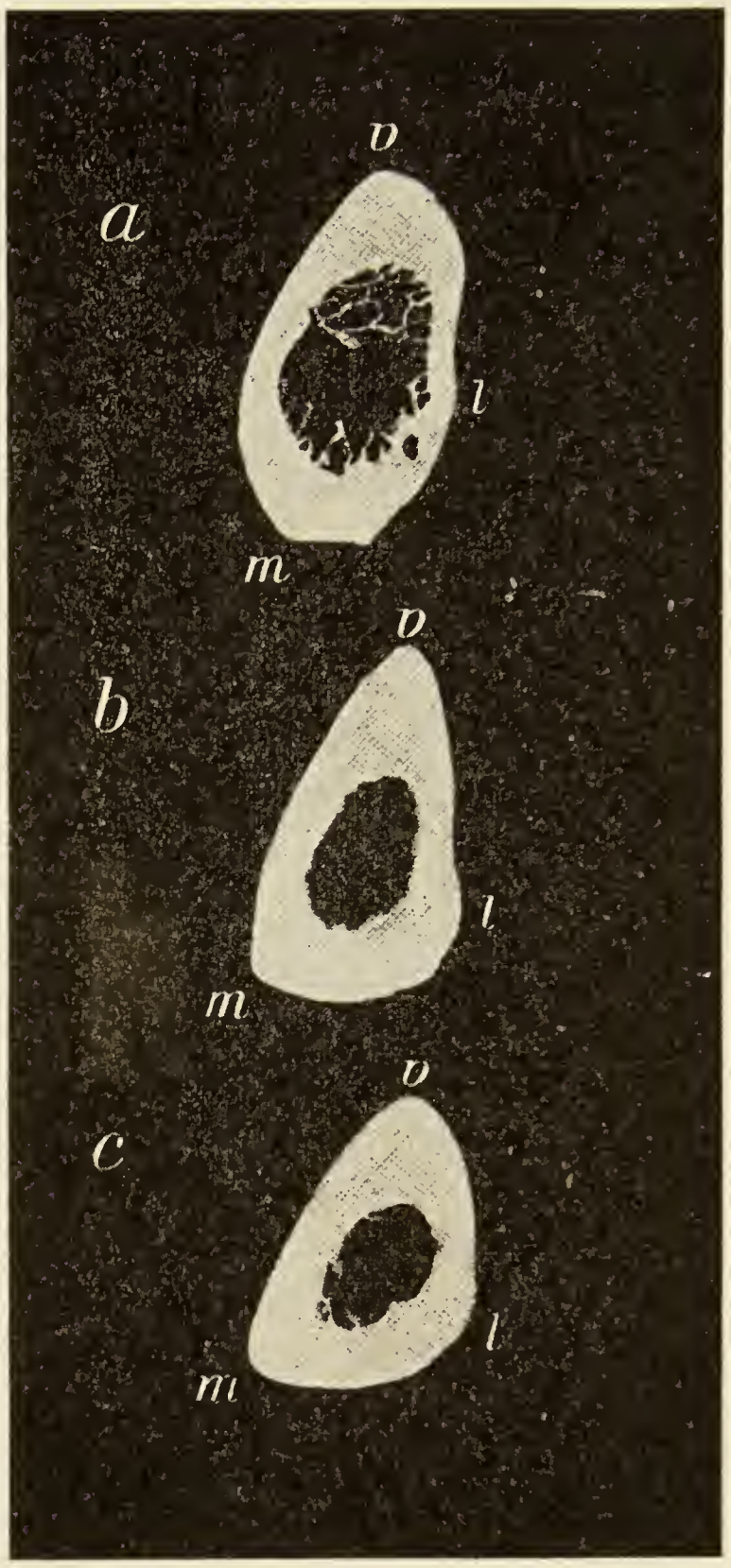


Fig. 52.

Querschnitte eines stark platyknemischen Schienbeins eines Negritos der Philippinnen, *a* von der Grenze des oberen Drittels, *b* aus der Mitte, *c* von der Grenze des unteren Drittels. *v*, *v*, *v* vordere, *m*, *m*, *m* mediale, *l*, *l*, *l* laterale Kante des Schienbeins. Nach H. H. Hirsch: Die mechanische Bedeutung der Schienbeinform.

Von Interesse ist ferner der Vergleich der gewöhnlichen Schienbeinform mit einem „platyknemischen“ Schienbein. Dieses besitzt in der oberen Hälfte des Schafts eine zur Tiefe ungewöhnlich geringe Breite, d. h. der Tiefendurchmesser hat hochgradig zugenommen und zugleich ist die relative Stärke des vorderen und des hinteren Abschnitts der Querschnittswandung bedeutend vergrössert. Hierdurch erhält das platyknemische Schienbein eine grössere Leistungsfähigkeit als das gewöhnliche typische Schienbein in Bezug auf das

Laufen und Springen. Umgekehrt, je mehr die Schienbeine zum Laufen und Springen benutzt werden, umsomehr werden sie sich nach der Auffassung von H. H. Hirsch der platyknemischen Form nähern.

Die höchsten Grade der Platyknemie („Säbelbeine“) findet man bei uncivilisierten Völkern, die um die Götter zu ehren häufig, zwei- bis dreimal des Tags, ihre wilden Kriegstänze aufführen, wie die Weddas auf Ceylon. Hierbei führen sie teils Luftsprünge aus, bald stampfen sie heftig auf dem Boden umher, bis sie völlig erschöpft zu Boden stürzen. Dabei besitzen diese funktionell abgeänderte Schienbeinform nur die männlichen Individuen dieser Stämme, während die Weiber und Kinder sie wenig oder gar nicht zeigen. So sind denn die schmalen Schienbeinformen nach H. H. Hirsch nichts anderes als eine funktionelle Anpassungserscheinung an die besonderen Sitten gewisser niederster Volksstämme. In diesem Sinne ist die eigentümliche Querschnittsform dieser platyknemischen Schienbeine ohne weiteres verständlich. Da das Widerstandsmoment des Querschnitts um so grösser wird, je weiter von der neutralen Achse ein möglichst grosser Teil des Materials angeordnet ist, so nimmt auch das Widerstandsmoment des Schienbeinquerschnittes mit der Vergrösserung des Tiefendurchmessers an und für sich schon zu, mehr aber noch dadurch, dass der vordere und hintere Wandungsabschnitt verhältnismässig so sehr viel dicker wird. Es wird also bei dieser Schienbeinform die Vergrösserung des Widerstandsmomentes des Querschnittes gegenüber der sagittalen Biegungsbeanspruchung sowohl durch die Umgestaltung der äusseren Form als auch der inneren Strukturverhältnisse erreicht. Durch diesen Nachweis wird nach H. H Hirsch in eklatanter Weise bestätigt, dass die Form des Schienbeins seiner Beanspruchung in vollkommenster Weise angepasst ist, dass das Schienbein eine funktionelle Gestalt hat. Ist aber in einem typischen Fall dieser Nachweis im grossen und ganzen wenigstens gelungen, so ist im Prinzip zuzugeben, dass das Resultat, abgesehen von dem Einfluss der Vererbung auch auf alle andern Knochen verallgemeinert werden darf.

Funktionelle Selbstgestaltung des Bindegewebes.

Ähnlich wie wir für das Knochengewebe an den ausführlich behandelten Beispielen der Kniegelenksankylose (nach Roux) und der Tibia (nach H. H. Hirsch), die direkte funktionelle Selbstgestaltung des Zweckmässigen auf Grund der trophischen Wirkung der Funktion kennen gelernt haben, so werden wir im folgenden dasselbe Prinzip an einem bindegewebigen Organ erkennen, dessen beispiellos wunderbare Struktur so vollkommen an die spezielle Funktion des Organs angepasst ist, dass von einer zufälligen Übereinstimmung dieser komplizierten Bildung mit

der funktionellen Beanspruchung keine Rede sein kann. Diese prachtvolle Untersuchung verdanken wir wieder W. Roux. In Anbetracht der Wichtigkeit derselben soll namentlich auf die mechanische Ableitung ausführlicher eingegangen werden. Es handelt sich um den Bau der Schwanzflosse des Delphins. Dieselbe bildet eine platte Verbreiterung des hinteren Körperendes dieses Tieres, welche im Gegensatz zur dorsiventral oder senkrecht gerichteten Schwanzflosse der Fische horizontal sich ausbreitet, also eine ventrale und eine dorsale Fläche besitzt. Sie wird hauptsächlich aus Bindegewebsmaterial gebildet, in das sich nur der bewegliche Ausläufer der Wirbelsäule als axialer Knochenstab fortsetzt, sodass die eigentlichen Flossenflügel ihre Stütze lediglich der besonderen Konstruktion ihres an und für sich weichen Materials verdanken.

Von der Fläche gesehen (Fig. 53) hat die Flosse die Gestalt eines niedrigen gleichschenkligen Dreiecks mit nach vorn gerichteter Spitze. Jeder Flossenflügel hat also ungefähr die Gestalt eines rechtwinkeligen Dreiecks. Die Basis desselben wird durch eine in der Mitte gebrochene Linie dargestellt. Dabei entspricht der hintere quere Durchmesser der Flosse der grössten Breite des Organs. Die Dickenverhältnisse angehend, so nehmen einmal die Flossenflügel von innen nach aussen an Dicke stetig ab, und sodann findet ein Abfall der Dicke nach beiden Seiten in einer Linie statt, welche etwa an der Grenze des vorderen und mittleren Drittels liegt und etwa der an der Ecke des Flügels endenden bogenförmigen Linie der Fig. 53 entspricht. Der vordere Rand wird von innen nach aussen dünner, während der hintere Rand gleichmässig dünn ist. Der axiale Flossenstiel besteht aus 16 nach hinten an Grösse abnehmenden Wirbeln und kann sich sowohl dorsalwärts wie ventralwärts rechtwinkelig umbiegen, während die Seitenbiegung kaum 20^0 beträgt. Neben der Wirbelsäule verlaufen vier starke Sehnen, zwei dorsale und zwei ventrale, welche als Transmissionsriemen die durch die Rumpfmuskeln produzierte Kraft der Flosse zuführen. Diese Sehnen bilden stets von beiden Seiten her je zwei geschlossene Sehnenröhren, welche zwiebelschalenartig ineinander stecken und die sich derartig an die Wirbel inserieren, dass jedem der 16 Flossenwirbel eine ganze Sehnenröhre, und zwar die äusserste Röhre dem vordersten, die innerste dem hintersten Abschnitt der Flosse zukommt, sodass die Sehnen successiv an den Wirbeln enden. Da zwei dorsale und zwei ventrale oder zwei rechte und zwei linke Sehnenstränge sich in demselben Verhältnis verteilen, so kann jeder Wirbel in hohem Grade selbständig bewegt werden. Auch die Anordnung der Muskeln ist derartig, dass ein einfacher von vorn nach hinten dieselben durchlaufender Impuls die Teile der Flosse in dieser Reihenfolge bewegen kann. Im Speziellen erfolgt die Insertion

jeder Sehnenröhre im wesentlichen so, dass ein Teil ihrer Fasern sich an den betreffenden Wirbelkörper ansetzt, ein anderer Teil dagegen sich auffasernd von vorn nach hinten in das Substrat der Flosse selbst ausstrahlt (und zwar, wie wir sehen werden, in die Radiärfaser der äusseren Schicht der Flosse), sodass bei der Kontraktion der Muskeln die Wirbel und die äussere Faserschicht der Flosse zugleich nach derselben Seite bewegt werden. Die als „Flossenflügel“ bezeichneten Seitenteile der Flosse bestehen aus drei dichten Lagen faserigen Bindegewebes, einer dicken mittleren und zwei äusseren, welche die mittlere Schicht ventral und dorsal als einfaches Fasersystem überziehen. Die äussere Faserschicht zeigt ein radiäres Fasersystem, welches von der Achse herkommend sich radiär und parallel der Oberfläche nach aussen, vorn und hinten ausbreitet. Die vorderen Radien sind, wie Fig. 53 zeigt, nach vorn konkav, die hinteren nach hinten konkav gekrümmt, nur zwischen ihnen, an der Grenze des vorderen und zweiten Viertels der Flosse, findet sich ein fast gerader Radius. Die vordersten Radialbündel, geradewegs vom Flossenstiel herkommend, ziehen gleich stärker gekrümmt nach aussen, während sonst die geringe Krümmung erst gegen den Rand der Flosse stärker wird. Die ganze Schicht nimmt nach aussen, namentlich gegen den Rand hin, an Dicke ab. Die mittlere Schicht, welche die Hauptmasse des Organs ausmacht und seine Gestalt bestimmt, besteht aus zwei miteinander verfilzten Fasersystemen. Das eine liegt in der Flächenausbreitung und stellt sich als „gebogenes Fasersystem“ dar, das andere besteht aus niedrigen Lamellen von kurzfaserigem Bau, welches die Flosse quer durchsetzend die beiden äusseren Schichten miteinander verbindet, es ist dies das „kurzfaserige System“. Die betreffenden dicht aneinander geschichteten Lamellen dieses Systems stehen rechtwinkelig zur Oberfläche und sind, entsprechend den in Fig. 53 rechtwinkelig die radiären Fasersysteme kreuzenden Linien, über ihre Fläche gebogen. Der Faserverlauf in diesen Lamellen selbst ist kompliziert, aber typisch und natürlich nur auf einem Querschnitt zu erkennen. Im mittleren Drittel finden sich zwei sich rechtwinkelig kreuzende Faserzüge, welche im mittleren Teil ihres Verlaufs gegen den Grenzkontur einen Winkel von 45° bilden, allmählich nimmt dieser Winkel ab, bis die Fasern schliesslich zu einem mit dem Grenzkontur parallelen Verlauf umbiegen. Im hintersten Teil dieses geraden Querschnitts durch den Flossenflügel finden sich als neue Fasern zwei rechtwinkelig zu einander stehende Faserzüge, von denen der eine der Länge nach in der gebogenen Lamelle und parallel der Oberfläche des Organs verläuft, es ist dies das System der gebogenen Fasern, der andere Faserzug ist nur im hinteren Drittel entwickelt und steht rechtwinkelig zu ersterem System. Dabei sind alle hier besprochenen

Faserbündel in der Fläche der Lamellen viel breiter als senkrecht dazu, sie sind also senkrecht zur Fläche der Lamellen abgeplattet. Mit den Fasern der mittleren Schicht sind die darauf liegenden Fasern der äusseren Schicht fest verbunden, wodurch schon die lamelläre Ordnung erhalten wird. Die Lamellen sind demnach im wesentlichen aus zweierlei Fasern zusammengesetzt, einmal den kurzen Fasern, welche quer oder schräg die Lamellen von einer äusseren Schicht zur anderen durchziehen, sodann aus gebogenen Fasern, welche die ganze Lamelle an die hinteren Wirbel befestigen. Dieselben bilden eigentlich nur in diesem hinteren Anfangsteil der Lamellen einen integrierenden Bestandteil derselben. Vergleicht man den Verlauf dieser über die Fläche gebogenen Lamellen der mittleren Schicht mit dem Verlauf der Radiärfasern der äusseren Schicht, so zeigt sich das in der Projektion wiedergegebene Verhältnis der Fig. 53. Das „radiäre Fasersystem“ der äusseren Schicht und das „Lamellensystem“ der mittleren Schicht stehen, trotz ihres mannigfach gebogenen Verlaufs beider, allenthalben rechtwinkelig zu einander, sodass dadurch die Fasersysteme der beiden äusseren und der inneren Schicht des Flossenflügels in vollkommen gegenseitige Abhängigkeit voneinander kommen. Ist das eine System gegeben, so ist damit auch das andere System vollkommen bestimmt. Ferner zeigt es sich, dass die Lamellen der Fläche nach durch direkte Fasern miteinander in Verbindung stehen.

Die Art dieser Verbindung der Lamellen untereinander ist von hervorragendem Interesse und bedarf einer näheren Besprechung. Roux stellte folgendes Experiment an. Er schnitt in der Richtung der Radiärfasern der äusseren Schicht aus der mittleren (lamellären) Schicht ein primatisches längliches Stück heraus, an dem nichts von der äusseren Schicht daran war. Dieses Stück konnte Roux mit Leichtigkeit auf das dreifache seiner Länge ausdehnen, bevor eine Hemmung eintrat. Daraus geht hervor, dass in dieser Richtung in der mittleren Schicht keine straffen Verbindungen bestehen, sodass in dieser Richtung die Festigkeit der Flosse lediglich durch die beiden äusseren Radiärfasern bedingt wird. Dabei wurde dies so gedehnte Stück zu einem unregelmässig begrenzten biegsamen Strang mit verwirrten Fasern. Beim Zusammenschieben nahm dasselbe aber seine frühere regelmässige Gestalt vollkommen wieder an. Drückte Roux das Stück in der Richtung der Radien zusammen, so wurde es ganz fest und jede vorher leicht mögliche Verschiebung der Lamellen (Abscheerung) wurde vollkommen unmöglich, Hieraus schliesst Roux, dass die Dehnung durch Erschlaffung der Verbindungsfasern zustande kommt, dass alle Faserbündel so vielseitig miteinander durch sekundäre Fasern verbunden sind, dass trotz der starken Deformation keinerlei Unordnung, sondern nur Verbiegungen

der Fasern möglich sind, endlich muss bei der leichten Dehnbarkeit in radiärer Richtung und der grossen Widerstandsfähigkeit gegen Kompression und Abscheerung die sekundäre Faserverbindung in der Richtung der typisch geordneten Strukturfasern selber verlaufen. Diese Eigenschaften besitzen auch Stücke von nur einem Millimeter Durchmesser. Die mikroskopische Untersuchung lehrte, dass es sich bei diesen sekundären Verbindungsfasern der Lamellen um Fasern handelte von $^1/_{10}$ mm im Maximum. Diese Fasern besitzen eine Konstruktion, welche nur für Abscheerung, die während der Kompression stattfindet, widerstandsfähig ist, während sie die Flächenverschiebung der Lamellen im Zustand der Erschlaffung mit Leichtigkeit ausführen lässt. Als Modell solcher „Abscheerungsfaserpaare“, wie sie auch im Perimysium internum sich finden, verwendet Roux zwei aufeinander liegende Kartenblätter, welche er durch zwei sich kreuzende Fäden so miteinander verbindet, dass der eine Faden am Rande des einen Kartenblattes eingestochen, dann zwischen den Blättern bis zum entgegengesetzten Rande beider Blätter fortgeführt und dort durch das andere Blatt ausgestochen und verknotet wird, während mit dem anderen Faden in umgekehrter Richtung verfahren wird. Die beiden Kartenblätter lassen sich jetzt in der Richtung der Abscherungsfaserpaare nicht verschieben, während man sie bei ihrer grossen Flächenbiegsamkeit leicht voneinander abheben kann. Zwischen den Lamellen der mittleren Schicht geschieht nun die Verkoppelung der groben Faserbündel so, dass aus einem solchen feine Primitivfasern unter geringer Ablenkung der Richtung zu einem benachbarten Bündel herüberziehen und dann in seiner Richtung weiter verlaufen. Indem solche Primitivfasern in entgegengesetzter Richtung übertreten, entstehen die sich kreuzenden Faserpaare.

Wichtig ist ferner, dass alle groben Faserbündel aus durchgehenden Primitivfibrillen bestehen, welche nicht auf eine weitere Strecke hin sich isolieren lassen, sondern eine fortwährende Umordnung zu neuen, durch Kittsubstanz miteinander vereinigten Faserbündeln zeigen, doch ist die Festigkeit dieser queren Verbindung durch die Kittsubstanz stets beträchtlich geringer, als die Druckfestigkeit der Primitivfibrillen selber.

Fassen wir mit Roux diese Strukturverhältnisse der Flosse noch einmal kurz zusammen, so setzen sich die gesamten drei Schichten der Flosse (jederseits eine äussere dünne und dazwischen eine mittlere dicke) aus zweierlei rechtwinkelig sich kreuzenden Fasersystemen typisch gekrümmten Verlaufs zusammen. Die beiden äusseren Schichten bestehen jede aus einem einzigen Fasersystem, welches radiär von vorn und innen nach hinten und aussen sich ausbreitet. Die mittlere Schicht besteht aus dicht aneinander gelagerten Lamellen, welche die Flosse der Dicke nach fast quer durchsetzend, einen derartig über ihre Fläche ge-

bogenen Verlauf haben, dass sie die über ihnen sich ausbreitenden Radiärfasern der äusseren Schicht rechtwinkelig kreuzen. Die Lamellen ihrerseits bestehen wesentlich aus zwei sich rechtwinkelig kreuzenden Fasersystemen, während die Umgrenzung der Lamellen durch ein dem Rande derselben paralleles Fasersystem stattfindet. Abgesehen von diesen Lamellen beteiligen sich an der mittleren Schicht noch Fasern, welche von den hinteren Wirbeln entspringen und in der Richtung der Lamellen selbst verlaufend die Flosse nach vorn und aussen durchziehen. Hinten beteiligen sich dieselben an dem Aufbau der Lamellen. Die Lamellen sind ihrerseits durch ein System von Abscheerungsfaserpaaren der Fläche nach unverschiebbar untereinander verbunden, doch fehlt ihnen jede festere Verbindung in der Richtung der Radiärfasern der äusseren Schichten, während diese Radiärfasern in der Richtung der Lamellen keine festen Verbindungen zeigen.

Roux setzt sodann die Funktion der Delphinflosse näher auseinander. Sie bildet das Lokomotionsorgan dieses Tieres, welches als der beste Schwimmer des Meeres bezeichnet werden kann. Diese Lokomotion geschieht dadurch, dass die sich im Wasser aktiv bewegende Flosse das Wasser verdrängt und der durch den Widerstand des Wassers erzeugte Rückstoss mit derselben Kraft aber entgegengesetzter Richtung die Flosse treffend das Tier vorwärts bewegt. Um die Vorwärtsbewegung des Tieres zu ermöglichen, muss der Rückstoss möglichst genau in der Richtung der Längsachse des Tieres erfolgen, also der Flossenstoss diese Richtung möglichst genau inne halten. Dies wird erreicht, wenn die stossende Fläche, rechtwinkelig gegen die Körperachse abgeknickt, in dieser Richtung nach hinten sich bewegt.

Diese reine Stoss- oder Propulsionsbewegung würde natürlich am besten so erfolgen, dass bei der successiven Streckung sich die Flossenteile stets im rechten Winkel abgeknickt verschöben, was aber nur bei einer unendlich dünnen Platte möglich wäre. Da bei der Flosse die Abbiegungsstelle stets eine grössere Krümmung haben muss und die Streckung auch nur an grösseren Abschnitten auf einmal möglich ist, so kommt hier stets ein anderes Prinzip als die reine Propulsion mit zur Geltung, nämlich die Lokomotion durch Umdrehung eines geraden Anhängsels unter Drehung desselben um sein vorderes Ende als feste Axe. Es ist dies eine Bewegung wie beim Schlagen mit einem Stab, sodass wir es hier ausser mit der Stossbewegung mit einer Schlagbewegung zu thun haben. Diese Kombination von Stoss- und Schlagbewegung ist bei der begrenzten Leistungsfähigkeit des Materials die beste Lokomotionsbewegung. Roux bezeichnet sie als „Wellenbewegung“. Dies alles gilt nun für die „Streckungswelle“. Die „Krümmungswelle“ kann sowohl passiv durch die Widerstände des Wassers beim Herabkommen einer

Hemmungswelle, als auch direkt durch Muskelkontraktion erzeugt werden.

Um diese Bewegungen ausführen zu können, ist es zweckmässig, dass der Schwanz und seine Flosse von hinten nach vorn und von aussen nach innen an Dicke zunehmen, da sich bei der Lokomotion die Widerstände vom äussersten Ende des beweglichen Teils gegen den passiv bewegten Körper hin summieren. Ebenso ist es zweckmässig, dass sich die Fläche der Stossbewegung nach dem hinteren biegsamen Ende hin vergrössert, während der eigentlich schlagende Teil bei geringer Abweichung von der Mittellinie möglichst schmal ist, da so die Schlagbewegung möglichst drehend wirkt und die durch die verringerte Biegsamkeit an und für sich schon herabgesetzte Stossbewegung durch die Verbreiterung des Flossenendes möglichst ausgenutzt werden kann.

Durch die horizontale Stellung der Flosse wird erreicht, dass bei der durch die Schlagbewegung erfolgenden Drehung das Tier bei jedem zweiten Schlag zur Oberfläche geführt wird, was für die Atmung zweckmässig ist. Die Flossenflügel sind nicht unbeweglich mit der Flosse verbunden, sodass sie den Bewegungen des Achsenteils einfach folgen, sondern haben ihre besondere Eigenbewegung, wodurch sie imstande sind, sich den Bewegungen des Wassers z. B. dem Wellenübersturz anzupassen, und zwar geschieht dies durch besondere Muskel, wodurch ganz selbständige Bewegungsarten an den Flossenflügeln möglich sind. Diese bestehen vor allem in einer sehr beträchtlichen Schlagbewegung bei gebogenem Flügel, welche mit etwas Stossbewegung kombiniert ist, und zwar können diese nach der Anordnung der Schwere successive von vorn nach hinten hin stattfinden. Ohne diese Möglichkeit der Flossenbewegung wäre dieser ein überflüssiger Anhang. Während der Streckstellung der Flosse kommt diese Bewegung für die Lokomotion des Tieres nicht in Betracht, dagegen spielt sie eine grosse Rolle bei fast rechtwinkeliger Achsenbiegung. Die Biegungen der Flossenflügel geschehen in rechtwinkeliger Richtung zur Linie der grössten Dicke der Flosse, also ziemlich genau entsprechend der Richtung des vorderen Teils des Lamellensystems. Diese Linien, über die also die Flossenflügel successive gebogen werden (Niveaulinien), stehen bei der rechtwinkeligen Biegung der ganzen Flosse ebenfalls fast rechtwinklig, sodass die Drehungen, wie die Bewegung seitlicher Ruder am Kahn, um eine vertikale Achse von vorn nach hinten erfolgen. Für diese Ruderbewegung ist aber die Erhaltung der rechtwinkeligen Abbiegung der ganzen Flosse notwendige Bedingung und gerade auf diese Kombination von Schlag- und Ruderbewegung ist der ganze Bau der Flosse angelegt. Diese Bewegung wird durch die radiäre Faserschicht vollzogen, die der ganzen Muskeleinrichtung nach früher erfolgt als die Biegung und

Streckung der Flossenachse, sodass erst nach der fast vollendeten Ruderbewegung, durch Vermittlung der an den hintersten Wirbeln befestigten gebogenen Fasern die Schlagbewegung der Flosse erfolgt.

Es werden also, während die Achse senkrecht abgebogen ist, die Flossenflügel selbständig durch die Radienmuskeln gestreckt und erst, wenn sie ihre grösste Festigkeit erlangt haben, erfolgt die Streckung der Achse und die Flosse kann dann somit aufs kräftigste die oben auseinandergesetzte axiale Wellenbewegung (Kombination von Stoss und Schlag) ausführen, dabei kann die Propulsionskraft möglichst ausgenutzt wird und durch die Beweglichkeit ihrer einzelnen Teile vermag sich die Flosse mannigfachen Funktionen z. B. auch der Seitwärtsbewegung des Tieres anzupassen.

Nach dieser Auseinandersetzung der Gestalt und Funktion der Flosse geht Roux über zur Betrachtung der Bedeutung der inneren Struktur dieses Organs für die Funktion. Diese besteht in Formveränderungen, verbunden mit Konsistenzveränderungen, nämlich in der Erschlaffung zur Biegung der Wirbelsäule und der Flossenflügel und darauffolgender Erstarrung bei der Streckung.

Abgesehen von den knöchernen Wirbeln der Achse besteht das Baumaterial der Flosse aus fasrigem Bindegewebe, welches nach der einen Richtung hin nur Zugfestigkeit und in der darauf senkrechten Richtung nur Druckfestigkeit besitzt, während die Biegungsfestigkeit vollkommen fehlt. Wir haben es also mit einem durchaus beschränkt widerstandsfähigen Material zu thun, aus dem ein Organ geschaffen werden soll, welches seinerseits allseitige Widerstandsfähigkeit besitzt und zugleich einen harmonischen Wechsel von Biegsamkeit und Festigkeit ermöglicht, also nicht wie ein Filz stets gleiche Widerstandsfähigkeit zeigt. Es fragt sich, wie hat die Natur dies Wunder konstruktiver Technik bei grösster Materialersparnis verwirklicht?

Der Wechsel der Festigkeit wird natürlich durch die Aktion der betreffenden Muskel hervorgebracht und um die Festigkeit genau zur rechten Zeit am richtigen Ort zu erreichen, also die nötige Harmonie zu erreichen, ist es nötig, dass die die Lokomotion bewirkenden Muskeln zugleich auch die Widerstandsfähigkeit der Flosse erzeugen, sodass diese Muskeln die Selbstregulation des Wechsels der Konsistenz bedingen.

Die zu lösende Frage ist die, wie die Hervorbringung allartiger Widerstandsfähigkeit mit einem bloss zwei Arten der Widerstandsfähigkeit besitzenden Material möglich ist, und wie dabei zugleich mit dem Minimum an Material das Maximum der Leistung erzielt werden kann.

Die Hauptfestigkeit des Materials ist die Zugfestigkeit in der Richtung der Fasern, während die in querer Richtung der Fasern vorhandene Druckfestigkeit geringer ist, weil sie mit von der Kittsubstanz

abhängt, die bei stärkerem Druck nachgiebt, sodass die Fasern seitlich ausweichen. Dies muss also durch besondere Einrichtungen verhindert werden. Strebefestigkeit (Druckfestigkeit in der Längsrichtung der Fibrillen) und Biegungsfestigkeit fehlt dem Material gänzlich. Dagegen können die Fasern stark auf Druck beansprucht werden, sobald sie über eine Unterlage festgespannt sind (wie ein Seil über eine Rolle). Was

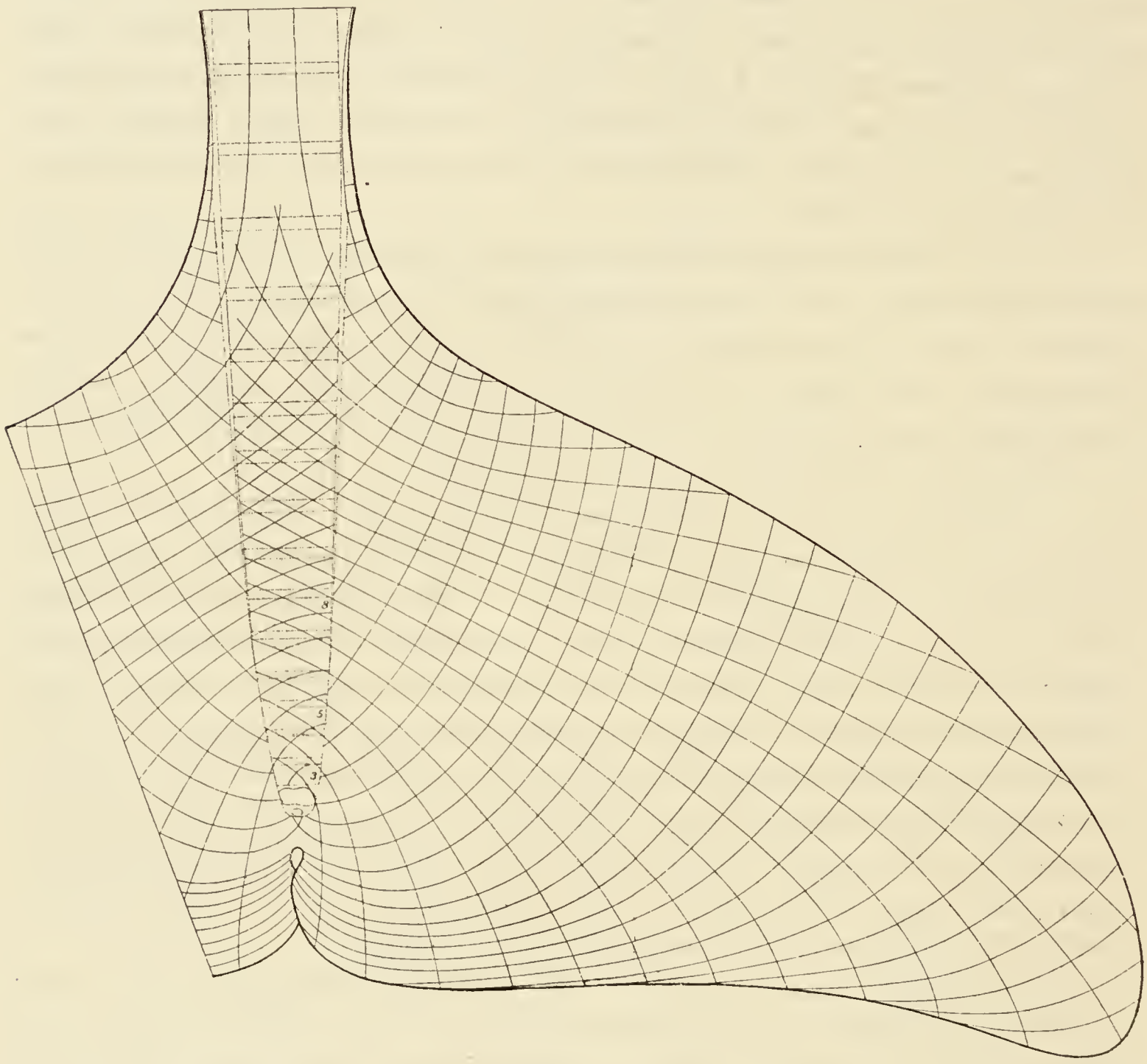


Fig. 53.

Schwanzflosse des Delphins. Nach Roux: Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik der Organismen.

ferner das Minimum-maximumprinzip der Konstruktion angeht, so gelten hierfür nach Roux folgende Grundsätze. Die Beanspruchung des Materials darf direkt nur in der Richtung seiner grössten Widerstandsfähigkeit erfolgen, sodass umgekehrt die Richtungen stärkster Widerstandsfähigkeit des Materials überall mit den Richtungen stärkster Beanspruchung zusammenfallen. Daraus folgt, dass das Material nur an den Orten stärkster Beanspruchung verwendet werden darf. Dabei ist

natürlich vorausgesetzt, dass das Organ seine bestimmte Form hat und nur für einen bestimmten Gebrauch eingerichtet ist, da es sonst keine bestimmten Richtungen stärkster Beanspruchung geben könnte.

Roux untersucht zuerst diese Bedingungen an einer einfachen parallelepipedischen Platte, welche zunächst aus Gummi bestehend gedacht wird. Dieselbe ist beträchtlich lang, von mittlerer Grösse und entsprechender Dicke und in einen wagrechten Schraubstock wagrecht und rein quer zu ihrer Längsrichtung eingespannt, an ihrer oberen Fläche durch eine Wasserschicht gleichmässig belastet. Die belastete Fläche und ihre Gegenfläche bezeichnet Roux als Oberfläche, die Längsflächen als Seitenflächen. Diese Platte wird durch das Wasser nun so gebogen, dass eine längs der Mitte der Oberfläche gezogene Linie bei der Biegung in einer Ebene bleibt, welche rechtwinkelig zur Oberfläche liegt, dies ist die Biegungsebene. In dieser und in allen ihr parallelen Linien erfolgt die stärkste Biegung, deshalb bezeichnet Roux dieselben als Biegungslinien *κατ' ἐξοχήν* oder Kraftlinien, weil in ihnen die Biegungskräfte am stärksten sich geltend machen. Diejenigen Linien, welche selber nicht gebogen werden, sondern über welche gleichsam gebogen wird, nennt er Niveaulinien, sie stehen senkrecht zu der Biegungslinie und verlaufen ebenfalls parallel mit der Oberfläche. Als Niveaufläche bezeichnet Roux die durch die Niveaulinie senkrecht zur Oberfläche gehende gedachte Fläche. Durch die Biegung werden die Grundqualitäten der Elastizität (Festigkeit), die Zug-, Druck- und Scheerfestigkeit in Anspruch genommen. Auf der konvexen Seite werden natürlich die Biegungslinien auf Zug, auf der konkaven Seite dagegen auf Druck in Anspruch genommen und zwar so, dass der Grad der Beanspruchung von der Oberfläche bis zur Mitte abnimmt, sodass in dieser mittleren Ebene, der neutralen Fläche, weder Zug noch Druck erfolgt. Die Lage dieser neutralen Fläche rückt bei stärkerer Biegung mehr nach der konvexen Seite hin, weil die Platte auf der gedehnten Seite zugleich verdünnt, auf der komprimierten Seite verdickt wird. Dabei bleibt aber die Dicke der Gummiplatte als Ganzes unverändert.

Ausser dem Zug und dem Druck findet in der Platte noch eine Verschiebung nebeneinanderliegender Substanzlamellen (Abscheerung) statt, welche, umgekehrt wie Zug und Druck, in der neutralen Fläche am stärksten ist und von ihr aus nach beiden Seiten zu abnimmt. Wir unterscheiden eine horizontale Abscheerung in den Schichten parallel der Oberfläche von einer vertikalen Abscheerung, welche in den dazu senkrechten Schichten (Lamellen) erfolgt. Soviel über die Beanspruchung eines aus Gummi gebildeten Stabes bei der Biegung. Soll derselbe aus Fasern, welche nur in einer Richtung zugfest und in der darauf senkrechten Richtung druckfest (aber geringer) sind, so müssen auf der

konvexen Seite Fasern angebracht sein, welche der Richtung des Zuges entsprechen, also in den Biegungslinien verlaufen, da nur so die Richtungen grösster Zugfestigkeit des Materials und des grössten Zuges zusammenfallen. Da aber die Fasern nur in querer Richtung druckfest sind, so müssen dieselben auf der konkaven Druckseite so angeordnet sein, dass dieselben quer das Gebilde durchsetzen, also in den Niveauflächen verlaufen. Da diese Niveauflächen überhaupt nicht mitgebogen werden, so brauchen die Fasern nicht parallel den Niveaulinien zu verlaufen, sondern können an und für sich innerhalb der Niveauflächen auch andere beliebige Richtungen haben. In diesem letzteren, allgemeineren Ansprüchen genügenden Konstruktionstypus zerfällt das ganze Druckpolster sofort in lauter den Niveauflächen entsprechenden Lamellen, indem hier die Fasern nicht wie die Scheite in einem Klafter Holz liegen, sondern teilweise auch schräg gelegt sind. Diese Lamellenbildung ist also der allgemeine, weniger beschränkte Konstruktionstypus. Wegen der geringeren Druckfestigkeit der Fibrillen gegenüber der Zugfestigkeit muss ausserdem das Druckpolster im Verhältnis dicker sein als die Zugfaserschicht. Daher ist die neutrale Ebene stark nach der Seite der grösseren Widerstandsfähigkeit, nämlich der Zugseite hin verschoben. Soll das Modell abwechselnd nach beiden Seiten gebogen werden, so muss das Druckpolster auf der bisherigen Druckseite noch eine oberflächliche Zugfaserschicht erhalten. Das so mit Zug- und Druckfestigkeit ausgestattete Modell muss nun noch Abscheerungsfestigkeit erhalten und zwar handelt es sich hierbei in erster Linie um die vertikale Abscheerung der rechtwinkelig zur Zugschicht angefügten Lamellen, welche bei der geringsten Dehnung der Zugschicht sofort eintreten wird, während eine horizontale Abscheerung erst sekundär in Frage kommt. Diese Verschiebung der Lamellen muss durch Zugbeanspruchung beseitigt werden. Dazu dienen jene früher beschriebenen Abscheerungsfaserpaare, welche parallel zwischen je zwei Lamellen verlaufen und sich mit ihren Enden mit eine der Platten verbinden. Es sind dies also gleichgerichtete, aber entgegengesetzt zwischen beiden Platten angeheftete Fasern und zwar genügen zum Widerstand nach allen Richtungen innerhalb der Niveauflächen zwei rechtwinklig sich kreuzende Abscheerungsfaserpaare. So ist mit diesem Fasermaterial eine vollkommen biegungsfeste Konstruktion erzielt, wobei alle Biegungskräfte in Druck und Zug sich umsetzen. Der horizontalen Abscheerung wird in der Zugschicht Widerstand geleistet durch Anheftung der Enden der Zugfasern an das Druckpolster. Für die Druckschicht dagegen ist die Überwindung der Abscheerung nicht ohne weiteres verständlich. Durch die Zugfaserschicht werden die Lamellen des Druckpolsters gegen die Konkavität hin zusammengepresst, sodass sie keilförmig gestaltet werden. Es liegt hier

also eine Art Abquetschung vor, wobei die Primitivfibrillen, welche durch Kittsubstanz zum Primitivfibrillenbündel verbunden werden, von den schwächer gedrückten nach den stärker gedrückten und verbreiterten Stellen hingezogen werden, sodass die Abscheerung umgesetzt wird in Zugbeanspruchung der Primitivfibrillen und in Druckbeanspruchung der Kittsubstanz. Dieser Beanspruchung wird teilweise schon dadurch genügt, dass die Fasern in den Niveauflächen nicht parallel den Niveaulinien angeordnet sind, sondern so, dass einige lange Fasersysteme spitzwinkelig zur Oberfläche stehen, andere kürzere dagegen mehr rechtwinkelig, wodurch auch schon einer Verbreiterung und Abplattung der Faserbündel bei der Kompression in der Richtung des Druckes kompensiert wird. Ausserdem sind in unserem Falle stets alle Lamellen stärker quergedrückt und stärker nach der Höhe gedehnt als sie durch die vertikale Abscheerung der Höhe nach komprimiert werden. Für die Biegung nach der entgegengesetzten Seite ändern sich die Drucklamellen nicht, da in der neuen Richtung der Abscheerung durch die Abscheerungsfaserpaare schon für den nötigen Widerstand gesorgt ist.

Soll das Gebilde zeitweilig aus dem festen Zustand in einen Zustand der Biegsamkeit übergehen, so ist das bei der vollkommenen Funktionsteilung der besonderen Fasersysteme für Zug-, Druck- und Scheerfestigkeit leicht möglich. Denn da zur Widerstandsfähigkeit gegen Biegung alle drei Fasersysteme unbedingt zusammenwirken müssen, so genügt die Entspannung eines einzigen Systems, das Gebilde schlaff zu machen. Am leichtesten wird dieser Wechsel zwischen hoher Anspannung und Entspannung durch die Wirkung der Muskeln auf das Zugfasersystem zu erreichen sein, wenn diese nach einer Seite hin veränderlich befestigt sind.

Das Allgemeine dieser ganzen Konstruktion besteht nach Roux darin, dass einmal eine vollständige Trennung von Zug- und Druckfaserlagen besteht, weil das Material nur in den zwei aufeinander senkrechten Richtungen dieser beiden Beanspruchungen genügt und deshalb auch für diese beiden Funktionen senkrecht zueinander angeordnet sein muss. Die Zugfasern müssen den Richtungen der Biegungslinien entsprechen und da die Biegung nach zwei Seiten alternierend erfolgen soll, müssen sie als zwei Schichten die mittlere Druckschicht zwischen sich fassen. Die Druckschicht ihrerseits muss aus Lamellen bestehen, welche den Niveauflächen entsprechen, also senkrecht zu den Biegungslinien und den Oberflächen verlaufen. Diese Lamellen müssen selbst wieder aus zwei rechtwinkelig aufeinanderstehenden Fasersystemen bestehen und ausserdem durch Abscheerungsfaserpaare mit einander verbunden sein.

Roux geht dann auf die Konstruktion der Flosse selbst ein. Wäre die Flossenachse vollkommen starr und ständen die Flossenflügel

rechtwinkelig zu ihr und nähmen bloss von innen nach aussen an Dicke ab, so würde die Biegung rechtwinkelig zur Achse geschehen und die Niveaulinien, über welche die Biegung stattfindet, welche aber selbst ungebogen bleiben, der Achse parallel sein, also den Flossenflügel quer durchziehen. Da aber die Flosse zunächst nach aussen und hinten an Dicke abnimmt, die Achse nicht starr ist und die grösste Ausdehnung nicht rechtwinkelig zur Befestigungslinie steht, so werden erhebliche Abweichungen vom Modell zu bemerken sein. Ausserdem erfolgt an der Flosse die Streckung nicht an allen Stellen der Niveaulinien zugleich, wodurch die Flosse Abweichungen von einer reinen Biegungskonstruktion erhält. Die Verdickung des vorderen Teils der Flosse (wobei der längste Radius zugleich der Stelle der grössten Dicke des Organs entspricht), stellt eine für die Verstärkung der Schlagbewegung, wie Roux des Näheren ausführt, sehr nützliche Einrichtung dar und dieser äusseren Gestalt ist auch die innere Struktur vollkommen angepasst, sodass dadurch sowohl der Biegungsbeanspruchung mit dem Minimum an Material und Kraft Widerstand geleistet werden oder nachgegeben werden kann, als auch zugleich bei der Schlagbewegung die Widerstandsfähigkeit willkürlich erhöht oder verringert zu werden vermag. Daher setzen sich die Niveaulinien in der Flosse fast gerade gegen den vorderen Rand fort, statt, wie es einer reinen Biegungsform entsprechen würde, durch rasch sich verdünnende Flossenteile stark nach vorn und medianwärts umzubiegen. Deshalb laufen auch die Radien, welche den Biegungslinien entsprechen, gerade, anstatt während ihres lateralen Verlaufs nach vorn umzubiegen. Trotzdem bleiben natürlich die allgemeinen Charaktere der Biegungskonstruktion aus dem nur in der Richtung der Fasern zug- und senkrecht darauf druckfesten Material überall dieselben wie bei dem Modell. Da es nach der Gestalt der Flosse keine Längsmittelebene geben kann, wie beim Modell in der und den mit ihr parallelen Ebenen die Biegung erfolgte, so kann auch die Belastung bei der Flosse nicht symmetrisch sein. Es müssen die Biegungslinien sich alle von der Befestigungsstelle an der Achse in die Flosse hinein verbreiten, und ihr Verlauf muss senkrecht zu den Niveaulinien stehen, über die gebogen wird, welche selber aber ungebogen bleiben. Roux bestimmt an der Flosse die Linien geringsten Biegungswiderstandes, welche mit den Niveaulinien identisch sein müssen, indem er dabei die Stellung der Flossenflügel zur Anheftungsstelle, die Dickenänderungen, den Umriss der Platte, ihre Biegsamkeit und die Biegsamkeit der Achse mit in Rechnung zieht. Es zeigt sich, dass diese Linien dem Verlauf der Lamellen vollkommen entsprechen, und damit sind auch die rechtwinkelig zu ihnen stehenden Radien als die Biegungslinien bestimmt, welche die Flossenflügel an die Wirbelsäule befestigen. Da diese aber bei dem

Rückstoss keinen Widerstand bieten, so muss, damit dieser Rückstoss von der Flosse auf die Achse und damit auf das ganze Tier zur Propulsion übertragen wird, ein kräftiges Fasersystem vorhanden sein, welches von der Wirbelsäule aus von hinten her in die Flosse gegen den vorderen Rand hin einstrahlt und die Flosse nach hinten befestigt. Dazu dient das gebogene Fasersystem der Lamellen. Diese Befestigungsfasern sind nicht frei gebogen, sondern über ein festes Polster gespannt, wie ein Seil über einen Balken. Das Druckpolster sucht auf die Kompression der radiären Biegungslinien in einer zu diesen rechtwinkeligen Richtung auszuweichen. Liegen also die Befestigungsfasern (gebogenen Fasern) im Verlauf dieser Lamellen des Druckpolsters, so werden sie entweder durch dies Ausweichen gespannt, oder, falls sie nicht nachgeben, so festigen sie rückwirkend das Polster, über das sie gespannt sind, und können daher vollkommen Zugwiderstand leisten. Ständen sie dagegen schief zur Lamelle so würden sie bei der Kompression der Lamellen entspannt werden. Aus diesen Gründen müssen diese gebogenen Fasern als hintere Befestigungsfasern vollkommen dem Verlauf der Lamellen entsprechen, wenn sie rein auf Zug beansprucht werden sollen.

Dieser allerdings noch lange nicht alle Details erschöpfende Auszug aus der sehr ausführlichen Darstellung von Roux mag genügen, um den Leser davon zu überzeugen, dass in der That die Verlaufsrichtungen der Fasern in der Flosse allenthalben den Richtungen stärkster Beanspruchung entsprechen und das mit dem verwendeten Material einmal das Maximum an Widerstandsfähigkeit geleistet wird, und andererseits diese Widerstandsfähigkeit mit dem Minimum an Material erreicht wird, sodass die Konstruktion der Flosse eine funktionelle Struktur darstellt. Ausserdem ist aber auch die Widerstandsfähigkeit der Flosse eine wechselnde, und dieser Wechsel ist abhängig von dem Willen des Tieres, das denselben dem jeweiligen Bedürfnis entsprechend eintreten lassen kann. Wir haben es hier also mit einem bindegewebigen Organ von so wunderbar vollkommener Konstruktion zu thun, wie sie bei keinem organischen oder technischen Gebilde wieder angetroffen wird. Zugleich können wir unsere Bewunderung für die meisterhafte Untersuchung des grossen Forschers, dem wir schon so viel zu verdanken haben, nicht unterdrücken. Das mag auch die Ausführlichkeit unserer Wiedergabe entschuldigen. Roux setzt zum Schluss des weiteren auseinander, dass zunächst die Flosse als ganzes Organ durch das Prinzip der Personalauslese gezüchtet sein muss, dies bezieht sich auf die Grösse und transversale Stellung der Flosse, sowie auf die Verbreiterung nach hinten und Verdickung nach vorn und innen, die Verteilung der Muskeln des Baumaterials u. s. w. Die Struktur der Flosse bei gegebener Gestalt

dagegen ist nach Roux durch das Prinzip funktioneller Teilauslese entstanden. Bei der trophischen Wirkung des funktionellen Reizes werden die Richtungen der Fasern, welche der spezifischen Funktion der Bindegewebsfasern, dem stärksten Zug und dazu rechtwinkeligen Druck entsprechen, bei der Ausübung der Funktion begünstigt werden; es wird Aktivitätshypertrophie in diesen Richtungen eintreten, während die anderen Richtungen, ihrer Funktion beraubt, durch Inaktivitätsatrophie allmählich schwinden, sodass schliesslich allein die Fasern, welche in den Richtungen stärkster Beanspruchung gelegen sind, übrig bleiben. Bei der speziellen Ableitung aus den Bindegeweben erinnert Roux daran, dass wir über das normale Leben des Bindegewebes nur mangelhafte Kenntnisse haben. Es ist nach Roux wahrscheinlich, dass zur Erzeugung von leimgebenden Fibrillen eine von aussen erfolgte Zugspannung nötig ist, damit die Kontinuität derselben durch viele Zellterritorien hindurch gewahrt bleibt. Findet eine konstant gerichtete Beanspruchung schon von der Zeit der ersten Anlage des Organs aus nicht formal differenzierten Zellen statt, so wird das Wachstum der Zellen in die Richtung der Funktion fallen und eine höchst zweckmässige Identität der Wachtums- und Spannungstrajektorien entstehen, welche dem Organ die der Beanspruchung entsprechende Struktur verleiht. Wird dagegen ein schon fertiges Bindegewebslager aus verwirrten Fasern der konstanten Zugbeanspruchung unterworfen, so erlangen die günstigst gelegenen Fasern verdickt und vermehrt das Übergewicht über diejenigen von weniger günstiger Richtung. Dazu erlaube ich mir folgendes hinzuzufügen. Nach den Befunden von Flemming werden die Bindegewebsfibrillen in den Zellen selbst gebildet, und zwar an ihrer Peripherie, und wie wir gesehen haben, gilt dies wahrscheinlich für alle Bindegewebszellen, auch dort, wo die Fibrillen nicht die Schwelle des mikroskopischen Sehens überschreiten, also auf dem Gebiet der Metastrukturen liegen. Ausserdem findet sich im nicht differenzierten Teil der Bindegewebszellen des Salamanders, und so wird es höchst wahrscheinlich überall sein, eine protoplasmatische Fadengerüststruktur (Mitom nach Flemming). Diese Protoplasmastruktur besteht in den platten, nur in zwei Dimensionen ausgebildeten Bindegewebszellen aus einem ebenfalls zweidimensionalen Netz aus sich kreuzenden Fäden, in das die kollagenen Fibrillen sich kontinuierlich verfolgen lassen oder umgekehrt, aus dem sie hervorgehen. Es ist dies, wie M. Heidenhain zuerst gezeigt hat und welches von mir an der Plasmastrahlung während der Mitose näher begründet worden ist, ein allgemeines Strukturprinzip des Protoplasmas, welches auf Spannungstrajektorien innerhalb des Zellleibes zurückzuführen ist. Nach meiner Meinung ist die Sache so, dass die Bindegewebszellen zuerst ein solches zweidimensionales Proto-

plasmanetz (Mitom nach W. Flemming) bilden, welches die spezifische Qualität hat, auf von aussen erfolgenden Zug in der Richtung dieses Zuges collagene Fibrillen auszubilden. Erfolgt dieser Zug in einer bestimmten Richtung, so erfolgt diese Ausbildung auch nur in dieser Richtung, während alle anderen Protoplasmazüge atrophieren, weil eben ihre besondere Qualität nicht in Anspruch genommen wird. Es bietet also zunächst die Bindegewebszelle vermöge ihrer besonderen Struktur, welche eine spezifische Qualität in sich trägt, auf Zugbeanspruchung zugfeste Fibrillen zu liefern, die Möglichkeit, nach jeder in der Ebene der platten Zelle beliebigen Richtung hin derartige Fibrillen aus sich hervorgehen zu lassen, indem das zunächst zweidimensionale Protoplasmanetz auch allen zwischen den beiden aufeinander senkrecht stehenden Zügen liegenden Richtungen entsprechen kann. Aber erst durch die Funktion, also durch den von aussen erfolgenden Zug, wird die schliessliche Ausbildung der Richtung der Fibrillen bestimmt. Diese Eigenschaften des Protoplasmas der Bindegewebszellen müssen wir als etwas Gegebenes hinnehmen, wir wissen z. B. nicht, wie weit ihre besondere Qualität auf Vererbung beruht. Es gehören demnach zur Entstehung einer zweckmässigen, funktionellen Struktur zwei Faktoren, erstlich die Zelle mit ihrer besonderen auf trophische Reize reagierenden Struktur, und sodann die Beanspruchung von aussen, also die Funktion, welche auf diese Strukturteile einen trophischen Reiz in bestimmter Richtung ausübt. Beides gehört untrennbar zusammen, sodass es nicht genügt zu sagen, die zweckmässige Struktur entsteht nur durch den trophisch wirkenden funktionellen Reiz, sondern es kommt als zweiter ebenso wichtiger Faktor die an und für sich schon zweckmässige, qualitativ spezifische Struktur der Zelle hinzu. Von dem einen Faktor können wir bestimmt sagen, dass er ein rein mechanischer Natur ist, der andere celluläre Faktor dagegen ist unserer tieferen Erkenntnis verschlossen, wir können also von ihm auch nicht mit Bestimmtheit sagen, dass er sich rein mechanisch auflösen lassen wird, im Gegenteil, es spricht, wie wir gesehen haben, manches dafür, dass dieser Faktor nicht auf rein energetischen Kräften beruht, sondern von Oberkräften, Dominanten beherrscht wird, welche nicht zu den Energien der Physik gehören.

Es beruht also die Bildung der, von unserem menschlichen Standpunkte aus betrachtet, zweckmässigen Struktur auf der auslösenden Wirkung der Funktion auf die Zelle. Diese eigentümliche Fähigkeit der Zelle, in dieser Weise auf den von aussen wirkenden Reiz zu reagieren, müssen wir an und für sich als ausserordentlich zweckmässig erklären. Folglich beruht im tiefsten Grunde die Entstehung der zweckmässigen Bildung auf einer primären, uns zunächst nicht verständlichen

Eigenschaft der Zelle. Kurz gesagt, die Zweckmässigkeit der Struktur entsteht durch die Auslösung einer primären Eigenschaft des Bion, die wir ihrerseits nicht weiter erklären können. Denken wir uns einmal, es käme etwas Ähnliches bei einer aus anorganischem Material bestehenden Substanz vor, wir belasteten z. B. einen Block Eisen von der äusseren Gestalt eines Krahns, und in diesem Block bildeten sich bei der Belastung „von selbst“ trajektorielle Strukturen aus, wie wir sie bei der Kniegelenksankylose und dem obereren Ende des Femur kennen gelernt haben, und es zerschmölze alle zwischen diesen Kraftlinien liegende Substanz, bis wir eine aufs feinste ausgebildete trajektorielle Krahnkonstruktion hätten, welche also aufs äusserste zweckmässig gebaut wäre, wie sie sonst nur ein Techniker nach genauesten mathematischen Berechnungen anfertigen könnte. Würde uns das nicht als märchenhaftes Wunder erscheinen? Nun gut, in den Organismen kommt dies Wunder alle Tage zustande. Wir würden zwar auch in dem angenommenen Fall die Belastung als den einen Faktor der Entstehung ansehen und ihre trophische Wirkung auf das Material dabei in Betracht ziehen, aber in erster Linie würden wir doch keinen Augenblick im Zweifel sein, dass die Hauptursache der zweckmässigen Bildung im Material selbst liege, und wir würden uns die Frage zu beantworten suchen, wie ist es möglich, dass der trophisch wirkende Druckreiz das Material zu solcher Leistung befähigen kann. Ja, ich zweifle nicht, dass in diesem Fall alle Welt diese besondere wunderbare Eigenschaft des Materials als höchst zweckmässig bezeichnen würde. Soll es denn bei dem Zellenmaterial der Organismen, welches dies Wunder thatsächlich leistet, anders sein? Ich meine, die Antwort ergiebt sich ganz von selbst.

Allerdings fragt es sich hierbei, ob wir überhaupt noch im Sinne des Zweckbegriffs, wie wir ihn aus der Erfahrung unserer eigenen Geistesthätigkeit gemacht haben, auf diese Verhältnisse der Organismen anwenden können. Der Zweck ist nach Eduard von Hartmann, einer der ersten Autoritäten auf diesem Gebiet, ein vorgestellter und gewollter zukünftiger Vorgang, dessen Verwirklichung nicht direkt, sondern nur durch das kausale Zwischenglied des Mittels zustande gebracht werden kann. Ohne Vorstellung des zukünftigen Vorganges existiert derselbe nicht, ohne ihn zu wollen, wird er nicht bezweckt. Bei unserem menschlichen Zweckbegriff besteht also eine dreifache Kausalität unter den vier Gliedern: Wollen des Zwecks, Wollen des Mittels, Verwirklichung des Mittels, Verwirklichung des Zwecks. Könnten wir bestimmt sagen, dass in den Zellen eine unbewusste Vorstellung und ein unbewusster Wille fehlte, so würde der Begriff Zweck in den organischen Bildungen verschwinden müssen. Da wir aber hierüber nichts Sicheres wissen

(ich erinnere nur an die Instinkte), so bleibt für uns der Zweckbegriff in der Natur dunkel, und es erscheint daher am richtigsten, einfach zu sagen, die Zweckmässigkeit der Organismen beruht im Grunde auf uns unbegreiflichen primären Eigenschaften der lebenden Substanz.

Funktionelle Struktur der Epidermis.

Nach Kromayer und Beneke stellt die Struktur der Protoplasmafaserung in der Epidermis des Menschen ähnlich wie die Anordnung der Bindegewebsfasern in der Delphinflosse eine funktionelle Struktur dar, welche der Epidermis Zug-, Druck- und Schubfestigkeit verleiht. Wie Kromayer ausführt, dessen Darstellung ich zu Grunde lege, besteht die wesentlich passive Funktion der Epidermis, abgesehen von dem

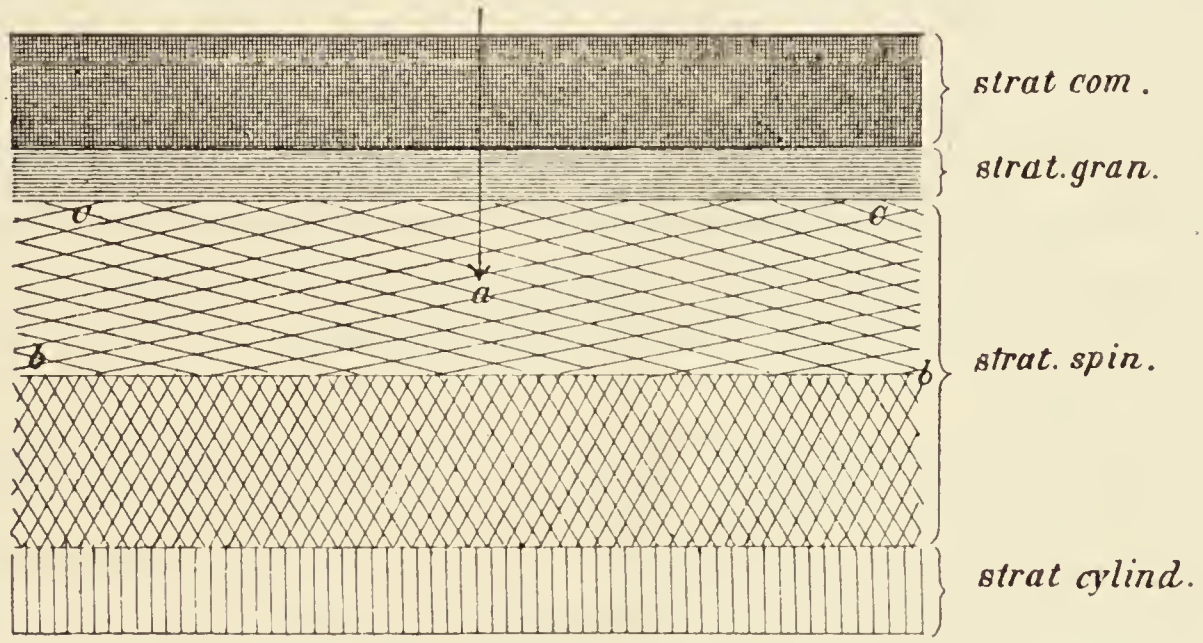


Fig. 54.

Schema der Protoplasmafaserung in der Epidermis des Menschen. Nach Kromayer: Die Parenchymhaut und ihre Erkrankungen. Archiv f. Entwickelungsmechanik. Bd. VIII. 1899.

Schutz, den sie dem Körper vor Wärme- und Wasserverlust bietet, vorwiegend darin, dass sie die Cutis vor mechanischen Verletzungen bewahrt. Hierbei kommen nur Insulte, welche durch stumpfe Gewalt erzeugt werden, in Betracht, da bekanntlich die Haut scharfer Gewalt keinerlei Hindernisse in den Weg setzen kann. Die Widerstandsfähigkeit der Hornschicht gegen Druck und Zug liegt auf der Hand, es gilt also hier nur die Frage, wie vermögen die weichen Epithelzellen der Cylinder- und Stachelschicht, auf die sich Druck, Zug und Schub fortsetzen, diesen drei Beanspruchungsarten zu widerstehen. Als einzige dieser Beanspruchung genügende Strukturelemente finden sich in der Epidermis bekanntlich die Protoplasmafasern, welche, von einer Zelle zur anderen ziehend, die Zellleiber bis auf eine kleine Partie um den Kern herum durchsetzend, oft aber auch nicht nur benachbarte Zellen, sondern auch

weiter voneinander entfernte als Zellbrücke verbinden. Diese Fasern besitzen Zugfestigkeit, vielleicht auch eine geringere Druckfestigkeit, dagegen keine irgend wie in Frage kommende Biegungsfestigkeit. Damit die Epidermis als Ganzes Biegungsfestigkeit erhalte, muss das hauptsächlich zugfeste Material so angeordnet sein, dass nur oder hauptsächlich diese Zugfestigkeit der Fasern bei Einwirkung einer stumpfen Gewalt in Anspruch genommen wird. Die Hornschicht besitzt zwar an sich eine erhebliche Druckfestigkeit, aber wegen ihrer Elastizität pflanzt sich der auf sie ausgeübte Druck auf die weichen Zellen des Stratum germinativum fort. Dies besteht aber aus einem Flechtwerk von Protoplasmafasern, welches kontinuierlich von einer Zelle zur anderen zieht und in den peripherischen Teilen der Zellen, gleichsam als Knotenpunkte n ein besonders dichtes Maschenwerk bilden. Die spezielle Anordnung, wie sie die beigegebene Figur 54 schematisch wiedergiebt, besteht darin, dass die untersten, der Cutis aufsitzenden Pallisadenzellen eine Faserung besitzen, welche senkrecht die Zellen durchzieht. Die nächsthohen polygonalen Zellen sind nach allen Richtungen durch Protoplasmafasern verbunden, welche oft auch einzelne Zellen überspringen können. Die nächsthöhere Lage besteht aus Zellen, welche parallel der Epidermisoberfläche in die Länge gestreckt sind. Ihre Faserung entspricht im wesentlichen dieser Richtung.

Denken wir uns mit Kromayer in der Richtung des Pfeiles bei a die stumpfe Gewalt in Gestalt eines senkrecht gegen die Oberfläche der Epidermis wirkenden Druckes ansetzen, so wird die Hornschicht, ähnlich wie beim Knochen der Knorpel, als Druckaufnahmefläche diesen möglichst nach allen Seiten verteilen. Dieser so schon bedeutend abgeschwächte Druck wird die Zugfestigkeit, der in den Linien a c liegenden Fasern auf Zug beanspruchen, während er in den Linien a b keinen irgend erheblichen Widerstand findet. Dieser Zugwiderstand von a c wird um so stärker werden, je tiefer der Druck eindringt. Dabei wird durch das mit jeder Zelle verbundene Fasergeflecht und durch die Zellmembranen ein Ausweichen des weichen Markteils der Zellen verhindert. Die Spannung der Epidermisfasern wird dadurch sich in vorteilhafter Weise über weiter von der Druckstelle gelegene Gebiete fortpflanzen können, dass besonders starke Faserzüge auch weiter entfernte Zellen miteinander verbinden, was demnach als eine funktionell sehr vorteilhafte Einrichtung anzusehen ist. Auch je horizontaler die Maschen des Flechtwerks liegen, um so mehr verteilt sich die Spannung, um so geringer wird die Zugbeanspruchung der einzelnen Faser, also um so grösser die Druckfestigkeit des ganzen Lagers. Die Strukturverhältnisse der beiden tiefsten Zelllagen, der polygonalen Zellen und der Pallisaden- oder Cylinderzellen, erklären sich nach Kromayer folgendermassen. Trifft auf die Haut die Gewalt-

einwirkung des Druckes nicht senkrecht, sondern schräg auf, so lässt sich diese Kraft zerlegen in eine senkrechte und in eine horizontal wirkende Komponente, welch letztere auf die Haut als Verschiebung einwirkt. Dieser scheerenden Kraft wird ebenfalls durch Zug Widerstand geleistet und zwar natürlich zunächst wieder durch die fest miteinander verbundenen Zellen der Hornhaut, welche durch ihre platte horizontal gestellte Form ausser der senkrechten Druckwirkung gerade besonders geeignet erscheinen, einem horizontal wirkenden Zug Widerstand zu leisten. Da sich aber der schräg erfolgende Druck wegen der Nachgiebigkeit der Hornschicht als Ganzes wiederum auf die weichere Zellschicht fortpflanzt, so erfahren auch diese ausser der senkrechten Druck- eine Zugbeanspruchung in horizontaler Richtung, dem das Geflecht der Protoplasmafasern sehr wohl Widerstand leisten kann. Nur die Cylinderzellen mit ihrer parallel der Längsachse gerichteten Faserung vermögen weder senkrechtem Druck noch horizontalem Zug irgend welchen Widerstand entgegen zu setzen. Nun ist aber der untere Pol der Cylinderzellen an der Cutis fixiert, während der distale Pol verschiebbar erscheint. Daher wird jeder horizontal auf die Cylinderzellenschicht wirkende Zug diese schräg stellen und zwar um so stärker, je stärker die Zugeinwirkung ist, und so werden die Fasern auch hier auf Zug in Anspruch genommen. Ein Verhalten, was Kromayer speziell durch Experimente festgestellt hat. Ständen die Fasern nicht senkrecht in diesen Zellen, sondern bildeten sie wie in den oberen Schichten ein Flechtwerk, so würde nur ein Teil derselben auf Zug beansprucht werden können, sodass gerade der senkrechte Verlauf hier an diesen Stellen der funktionell günstigste ist. Betrachten wir dazu die Abscheerung. Wird auf einen Teil eines Körpers ein Druck und Zug ausgeübt, so entsteht an der Grenze beider stets eine Abscheerung, die eine Trennung des gezogenen und des gedrückten Teils tendiert. Dies gilt auch für physikalisch ungleiche Teile, besonders wenn sie flächenhaft verbunden sind. Hier an der Epidermis haben wir erstens die festere Hornschicht, dann die weichere Keimschicht und dann die wenig dehnbare Grenze des Bindegewebes. Die stärkste Beanspruchung auf Abscheerung erfährt demnach die Grenze zwischen Hornschicht und Keimschicht, einerseits und andererseits die Cylinderzellenschicht. Der Abscheerung ist nach Kromayer am Übergang der Keimschicht zur Hornschicht durch das Stratum granulosum vorgebeugt. Die Zellen dieser Schicht besitzen nach dem genannten Autor schon eine ziemlich feste Zellmembran und stehen einerseits in fester Verbindung mit der Hornschicht, andererseits mit den Zellen der Keimschicht, welche in ihrer oberflächlichen Lage auch schon Spuren von Verhornung zeigen. Die Verhornung ist demnach ein ganz allmählich und gleichmässig durch die ganze Dicke der Epidermis sich vollziehender

Vorgang, sodass hierdurch der scheerenden Wirkung aufs beste entgegen gearbeitet wird.

Was aber die Cylinderzellenschicht angeht, so würden ihre Zellen, falls dieselben nicht die Fähigkeit hätten, sich in die Richtung des Zuges, also schräg, einzustellen, sodass ihre Fasern jetzt auf Zug in Anspruch genommen werden, bei jeder parallel mit der Bindegewebsgrenze wirkenden Abscheerung zerreissen. Bei der Fixation des proximalen Pols und der schrägen Einstellung der Zellen werden nun thatsächlich ihre Fasern auch bei der Abscheerung auf Zug vollständig beansprucht. Daher sind diese Fasern so auffallend dick und in der Ruhe korkzieherartig geschlängelt, also funktionell hypertrophisch und daher vermitteln und ermöglichen sie die feste Verbindung der Epidermis mit der Cutis.

Ich füge hinzu, dass auch das Haar in seinem Hauptteil, dem der Rindensubstanz, eine funktionelle Struktur besitzt, indem hier die Zellen von der Wurzel aus zunächst weichen Protoplasmafibrillen bestehen, welche weiterhin nach aussen verhornen. Diese Fibrillen, deren Verlauf wir als Spannungstrajektorien (Zugtrajektorien) zu bezeichnen berechtigt sind, entsprechen in ihrem Verlauf der Richtung des Zuges, welcher an der Wurzel des Haares in erster Linie in Betracht kommt, da, falls die Haarwurzelzellen nicht zugfest wären, sie ohne weiteres bei jedem auf das Aussenende des Haares wirkenden Zug nachgeben, also ausfallen würden. Dies gilt aber nur für den untersten Teil der Haarwurzel, welche ausserdem noch durch die eigentümliche Sperrvorrichtung der Cuticulaeschüppchen gegen Zug geschützt sind. Im oberen gänzlich verhornten Teil lassen sich die Fibrillen nicht mehr nachweisen, vielmehr scheinen die Zellen hier eine kompakte Hornmasse darzustellen, welche Zug in der Längsrichtung, Druck in der Querrichtung und Torsion Widerstand zu leisten vermögen, dagegen keine Strebefestigkeit besitzen.

Regulationsvorgänge.

Wir haben bereits wiederholt darauf hingewiesen, dass in den Organismen Regulationsvorgänge stattfinden, die auf ausserordentlich fein arbeitenden Regulationsmechanismen in den Zellen beruhen. Diese haben von jeher das grösste Interesse in Anspruch genommen, sind aber namentlich in neuester Zeit, der Ära der experimentellen Forschung, genauer studiert worden. Hierzu gehört in erster Linie die Postgeneration oder indirekte Entwickelung, deren Aufdeckung wir Roux verdanken und welche wir früher ausführlich besprochen haben. Hier sollen zwei weitere Erscheinungen, die Transplantation und die Regeneration besprochen werden.

Tansplantation.

An den Pflanzen wird von alters her in den Gärtnereien die Propfung ausgeübt, indem ein Reis oder ein Auge der einen Art auf den Stamm einer verwandten Sorte gepfropft oder okuliert wird. Dadurch erhält der Gärtner nicht nur eine „Veredelung“ der betreffenden Unterlage, sondern auch bestimmte Eigenschaften des Edelreises. Indem er z. B. stark wachsende Äpfel- und Birnensorten auf den schwach wachsenden Paradiesapfel oder die Quitte pfropft, erzeugt er einen Zwergbaum, der nicht nur weniger stark wächst, sondern auch früher, reicher trägt und wohlschmeckendere Früchte erzeugt.

Aber auch bei Tieren gelingt es, nicht nur einzelne Gewebestücke von einem Individuum auf das andere mit Erfolg zu übertragen, zu transplantieren, sondern unter Umständen lassen sich auch zwei ganze Individuen miteinander verbinden. Der Erfolg der Transplantation hängt im wesentlichen ab von drei Faktoren. Erstens muss das übertragene Gewebestück möglichst ähnlich dem Teil sein, dem es eingepflanzt werden soll, also z. B. wählt man am besten Gewebe von ein und derselben Tierart. Sodann müssen die Ernährungsverhältnisse des transplantierten Stückes möglichst günstig sein, und drittens müssen die neuen Verhältnisse so eingerichtet werden, dass das transplantierte Stück möglichst schnell funktionell in Anspruch genommen wird, da, falls dasselbe längere Zeit ausser Funktion bleibt, Inaktivitätsatrophie eintritt, während der Anschluss an die Funktion und ihren Reiz zu den Daseinsbedingungen des Gewebes gehört.

Beim Menschen und den Säugetieren hat man mit Erfolg Hautstücke, Knochen, Sehnen transplantiert, und nicht nur an demselben Individuum, sondern auch von einem Menschen auf den anderen oder von einem Säugetier auf den Menschen. Besonders leicht gelingt die Transplantation der Epidermis, z. B. um Defekte der Haut nach Verbrennungen zu ersetzen. Die Epidermis wird mit dem Rasiermesser durch Flachschnitte von der einen Person abgenommen und auf die Cutis der anderen Person leicht aufgedrückt, um sehr bald vollständig zu verwachsen. Grössere Hautstücke mit Cutis, z. B. bei dem Wiederersatz der Nase, müssen zur Ernährung mit den Blutgefässen in Zusammenhang bleiben. Der günstige Erfolg hängt in diesem Fall davon ab, ob es gelingt, die Cutis funktionell in Spannung zu erhalten, wie es an der natürlichen Nase durch die Knorpelunterpolsterung geschieht, widrigenfalls nachträglich eine enorme Inaktivitätsatrophie, d. h. Schrumpfung eintritt. Man hat aber auch mit Erfolg ganze Organe, z. B. die Harnblase, transplantiert.

Diesen ausgedehnten Versuchen der Pathologen und Chirurgen

schliessen sich die schnell berühmt gewordenen Verwachsungsversuche des leider zu früh gestorbenen Breslauer Anatomen Born an, welche derselbe an ganz jungen Embryonen ausführte, deren verheilte Stücke also noch die volle Entwickelungsfähigkeit besassen und wo die Verwachsung noch ohne Vermittelung der Blutgefässe, die noch gar nicht vorhanden waren, vor sich ging. Die Vorläufer dieser denkwürdigen Bornschen Experimente liegen schon 150 Jahre zurück. Trembley hatte folgende Beobachtung gemacht. Zwei Stücke eines Polypen (Hydra fusca), welche Trembley zu einem Experiment benutzt hatte, hatten sich während der Nacht, indem sie in einem kleinen Glasgefäss aneinander lagen, miteinander verbunden. Trembley durchschnitt sie von neuem und legte sie absichtlich wieder aneinander und siehe da, sie vereinigten sich wiederum. Er durchschnitt jetzt wiederholt Polypen quer und vereinigte ein Vorderstück mit einem Hinterstück. Das zusammengesetzte Tier zeigte an der Vereinigungsstelle eine Einschnürung. welche aber nach wiederholter Nahrungsaufnahme verschwindet. Diese Trembleyschen Versuche hat neuerdings G. Wetzel in der Weise vervollkommnet, dass er die Teilstücke auf eine Borste schob, wodurch die Vereinigung, da sich die Teilstücke nicht so leicht wieder auseinander geben, bedeutend erleichtert wurde. Schon nach einer halben Stunde haften die Teilstücke so fest aneinander, dass er den neu entstandenen Polypen von der Borste abstreifen konnte. So bekam G. Wetzel Polypen aus einem Vorderstück und aus einem Hinterstück oder auch aus zwei Hinterstücken und zwei Vorderstücken, sodass es also auf die Richtung bei diesen Verwachsungen nicht ankam. Auch gelang es Wetzel, zwei Polypen verschiedener Art (Hydra fusca und Hydra viridis) zu vereinigen.

Joest, ein Schüler Korschelts, hat ähnliche Versuche an Regenwürmern mitgeteilt. Die in Chloroformbetäubung zerschnittenen Tiere wurden mit Seide aneinander genäht. Die Vereinigung eines Vorderstücks und eines Hinterstücks derselben Art gelang leicht. Schon nach einigen Tagen setzen sich die Rückengefässe von dem Vorderstück auf das Hinterstück fort. Schon nach 4—10 Tagen ist der Darm durchgängig geworden und die Ganglienketten vereinigen sich. So stellte Joest auch Tiere aus zwei Hinterstücken oder mit zwei Schwanzstücken her. Schwieriger war die artungleiche Vereinigung, doch gelang auch sie in vielen Fällen, sodass die Teilstücke zweier Arten zu einem neuen Individuum verschmolzen, dessen Organisation, abgesehen von dem Speciescharakter der vereinigten Teilstücke, eine einheitliche war. Ähnliche Beobachtungen von Verwachsungen zweier Eier von Seeigeln auf den Blastulastadien hat Morgan machen können. Zunächst finden zwei Darmwucherungen statt, von denen aber oft nur eine stärker wächst, um die

sich als Centrum die ganze Doppeltblastula mit einheitlichem Skelet formiert. Bleibt dagegen die Verwachsungsstelle durch eine Einschnürung markiert, so bilden sich Larven mit kontinuierlicher äusserer Körperwand, aber zwei fast vollständigen Skeleten.

Die Bornschen Experimente wurden an Larven von anuren Amphibien in dem Stadium angestellt, wo die Rückenrinne eben erst geschlossen ist, der Kopf sich abzusetzen beginnt und der Schwanz hervorknospet. Diese und auch noch etwas weitere Stadien besitzen bei glatten Wundflächen in physiologischer Kochsalzlösung ein grossartiges Heilungsvermögen. Am besten eignen sich dazu die Larven von Rana esculenta, Bombinator igneus und Pelobates fuscus, nicht geeignet sind dagegen Larven von Rana fusca, auch die Kröten eignen sich weniger gut für diese Experimente. Die Experimente werden dadurch ermöglicht, dass sich die Epidermis ausserordentlich schnell über die Wundfläche vorschiebt, sodass diese letztere sich innerhalb einer Viertelstunde schon bis auf die Hälfte verkleinert hat und nach einer Stunde selbst ein grösserer Defekt durch einen epithelialen Überzug gedeckt ist. Diese Zeit ist zu kurz, als dass an eine Vermehrung des Epithels durch mitotische Teilung gedacht werden könnte. Daher fasst Born diesen Vorgang so auf, dass der Rand des Epithels als Ganzes konzentrisch über die Wundfläche vorgeschoben wird. Vielleicht beruht nach Born diese Verschiebung auf einem Bestreben der Epidermiszellen sich abzuplatten, während die Bilder für ein aktives Vorwandern der Zellen nicht sprechen. Infolge dieser raschen Überhäutung können Teilstücke solcher Larven unter sonst günstigen Umständen bis zum Ende der dritten Woche nach der Operation am Leben erhalten werden. Diese abgetrennten Stücke leben nicht nur weiter, sondern wachsen auch ohne Herz, Blut und Blutgefässe auf Kosten des Dottergehalts ihrer Zellen und schreiten in der Entwickelung fort. So gelang es Born, Vorder- oder Hinterstücke sowie Stücke des Kopfes nach dem Abschneiden am Leben zu erhalten. Die Entwickelung schreitet bis zur Schnittfläche in derselben Weise fort, wie an einer ganzen Larve. Weder der Mangel des Herzens noch das Fehlen des Gehirns übt irgend welchen erkennbaren Einfluss aus, weder auf das Wachstum noch auf die Differenzierungsvorgänge, sodass nach Born die Teile im Sinne von Roux ein hochgradiges Selbstdifferenzierungsvermögen besitzen und die Entwickelung der Froschlarven im wesentlichen eine Mosaikarbeit der einzelnen Zellterritorien darstellt. Auch eine wesentliche Beeinflussung der Entwickelung durch den Wegfall der normalen Nachbarschaft (Korrelation) macht sich in keiner Weise geltend. Interessant ist ferner, dass die röhrenförmigen Organe, wie Rückenmark, Gehirn, Vornierengänge, ja sogar bisweilen der Darm, sich an der Schnittfläche abschliessen, wie das Fraisse und

Barfurth schon früher bei der queren Durchtrennung des Rückenmarks beschrieben haben.

Auf die epitheliale Bedeckung und den Abschluss der röhrenförmigen Organe folgen alsbald Regenerationsvorgänge, aber in nur spärlicher Weise. Eigentlich regeneriert sich nur die Rückenflosse mit der Chorda und Medulla, aber auch nur in rudimentärer Weise. Es hängt dies wahrscheinlich damit zusammen, dass die abgesetzten Stücke keine selbständige Ernährung und nur verhältnismässig kurze Lebensdauer haben.

Born legte dann zwei Teilstücke von Larven der oben genannten Arten oder auch ganze Larven, die durch einen flachen Schnitt angeschnitten waren, aneinander und es trat, falls nur die Schnittflächen ruhig aneinander gepresst liegen blieben, alsbald eine Verwachsung ein. Am besten gelingt dies an Larven von Rana esculenta und Bombinator igneus. Am sichersten gelingt das Experiment an Larven, welche eben die Rückenrinne geschlossen haben, der Schwanz eben hervortritt und der Kopf sich abzusetzen beginnt (Larven von 3 mm Länge), zuweilen aber auch noch bei solchen, die eben ausgeschlüpft sind. Notwendig ist, dass die Larven lebenskräftig sind und die möglichst gleichgeformten und glatten Wundflächen in den ersten 24 Stunden ruhig aufeinander liegen bleiben. Dann ist nach dieser Zeit die Verwachsung insofern vollendet, als die Epidermis sich von beiden Seiten her über die Wundränder zusammengeschoben hat und die Verschmelzung sich so weit vollzogen hat, dass man bei artgleichen Larven keine Grenze mehr sieht. Hierbei spielt nach Born die von Roux beschriebene Cytotaxis eine Rolle, doch weniger die aktive Näherung als vielmehr die flächenhafte Zusammenfügung der sich berührenden Zellen (Cytarme) und das Gleichen der sich berührenden Zellen gegeneinander (Cytolisthesis). In solchen Fällen aber, wo Dotterzellen stark über das Niveau der Epithelränder hinausgepresst sind und dadurch eine Verschiebung der Epidermis verhindert wird, kommt es auch ohne weiteres zur Vereinigung von ektodermatischen Epidermiszellen mit entodermatischen Dotterzellen oder Darmepithelien und deren Derivaten.

Die Verwachsung der Larven oder ihrer Teilstücke wird nun durchaus eine organische, d. h. die Organe und Gewebe wachsen und differenzieren sich, so lange der in den Dotterkörnchen gegebene Nahrungsvorgang ausreicht. Ist dieser Vorrat erschöpft, aber ein durchgängiges Darmrohr auch nur des einen Komponenten erzielt worden, so beginnt die Komposition sich selbständig zu ernähren, und es ist Born gelungen, solche Doppeltiere bis nach beendeter Metamorphose aufzuziehen.

Was nun die genaueren Verwachsungsverhältnisse der einzelnen Organe im Innern der Komposition angeht, so verwachsen gleichartige Organe, falls sie aneinander zu liegen kommen, zu einem Kontinuum,

sodass also die Verbindung durch das gleichartige spezifische Gewebe der betreffenden Organe herbeigeführt wird. Ungleichartige Organe

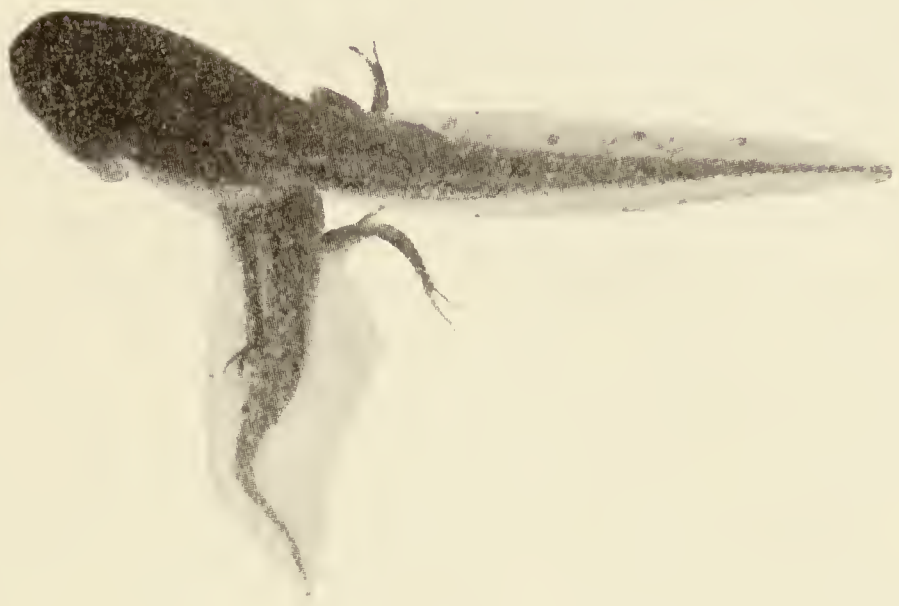


Fig. 55.

Ranae esculentae, 13 Woehen nach der Vereinigung. Das etwas hinter der Mitte abgesetzte Hinterstück einer Larve ist einer zweiten an den Bauch angesetzt. Die Achse des Nebenstückes nach dem Schwanzende der Hauptlarve gewendet. Nach Born: Über Verwachsungsversuche an Amphibienlarven.

Fig. 56.

Fig. 57.

Fig. 56. Ranae esculentae, 13 Wochen nach der Vereinigung. Nach Born. Janusartige Gehirnvereinigung. 14 Tage später als diese Abnahme vollkommen metamorphosiert. Das grössere Fröschchen trägt das kleinere dauernd auf dem Rücken.

Fig. 57. Ranae esculentae, 13 Wochen nach der Zusammensetzung. Gleichsinnige Bauchvereinigung. Nach Born: Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven.

dagegen werden durch Bindegewebe miteinander verlötet. Bei gleichartigen Hohlorganen stellt sich eine vollständig ohne Grenze ineinander übergehende Lichtung her und zwar auch bei artungleichen Larven.

Dabei verbinden sich ganz verschiedene Abschnitte des Darmrohres, die verschiedenartigsten Teile des Gehirns und Rückenmarks miteinander, ganz gleich, ob die Querschnittsform verschieden ist oder nicht.

Am leichtesten gelingt die Verwachsung an der äusseren Körperbedeckung, dem Medullarrohr, den mesodermatischen und epithelialen Wänden des Darmrohrs, der Leberanlage, den Sinnesorganen (Augen und Nasenhöhlen). Nicht so leicht gelingt das Verwachsen der Muskulatur, so verwächst die dorsale Muskulatur nur unter Störung ihres metameren Aufbaus. Aber doch lassen sich die Kaumuskeln, Augenmuskeln und Muskeln des Kiemenapparates zur Verwachsung bringen. Auch die Urnierengänge verwachsen, falls die kleinen Querschnitte sich aneinander gelegt haben. Dagegen ist die Verwachsung der Chorda deswegen nur schwierig zu erreichen, weil sich ihre Enden wegen der Starrheit dieses Organs nur schwer aufeinander legen lassen.

Das Wunderbarste ist, dass auch Organe und Gewebe miteinander verwachsen, welche als solche während der Operation noch gar nicht vorhanden waren, sondern von denen nur erst die noch undifferenzierte Anlage existierte.

Bei allen Verwachsungen bildet sich eine Anastomose des peripheren Gefässsystems aus, wodurch eine Gemeinschaft des Blutes hergestellt wird. Born konnte das Überströmen des Blutes von dem einen Partner zum andern direkt an der lebenden Komposition beobachten. Im Fall, dass dem einen Partner die Herzanlage fehlte, so wuchsen aus dem anderen Partner die Gefässe in den ersten hinein. Dieser Fall tritt auch ein bei artungleichen Verwachsungen, und dies so gemischte Blut besorgt die Ernährung in vollkommen normaler Weise.

In dem Fall, wo die Querschnitte gleichartiger Organe nicht genau aufeinander gelegt waren, trat trotzdem später eine Verwachsung ein. Born ist der Ansicht, dass diese Organe, welche sich nach der Vereinigung der Körper doch gefunden haben, dies nur auf chemotaktischem Wege zustande bringen können. Von einer Polarität, die die Verwachsung in der einen oder der anderen Richtung begünstige, kann nach Born keine Rede sein, denn die gleichartigen Gewebe und Organe verwachsen in jeder beliebigen Richtung.

Die Verwachsung ist nun aber nicht nur eine anatomische, sondern auch vielfach eine physiologische, d. h. eine funktionelle. Durch die Gemeinsamkeit des kreisenden Blutes zum Beispiel ist eine gewisse Gemeinsamkeit des Stoffwechsels bedingt, doch nicht so, dass dadurch ein gleiches Tempo des Wachstums hervorgerufen würde, sondern nur ein gleiches Tempo im Fortschritt des Differenzierungsprozesses der Gewebe und Organe, sodass daraus auch bei ganz ungleichem Wachstum

der Komponenten eine stets gleiche Höhe der Differenzierung resultiert. Born ist der Ansicht, dass dies eigentümliche Verhalten auf dem Blutaustausch beruht, indem aus dem Blute des grösseren und besser ernährten Partners in den kleineren Partner Stoffe übertreten, die das Fortschreiten der Differenzierungsprozesse in den Organen des mangelhafter ernährten Partners auslösen. So z. B. wird bei den janusartigen Vereinigungen (Fig. 56) der eine Partner von dem anderen dauernd mit dem Bauch nach oben getragen, wodurch er in der Aufnahme der Ernährung stark behindert wird und im Wachstum zurückbleibt, während der andere bequem fressen kann. Trotzdem der obere Partner also an Grösse stark zurückgeblieben ist, so ist die Differenzierung desselben doch genau ebensoweit vorgeschritten, wie bei dem grösseren Partner. Beide Komponenten beginnen die Metamorphose gleichzeitig, sodass als der grosse den kleinen ans Land trug, der kleine gleichfalls vollkommen zur Luftathmung befähigt war. Die Schwänze begannen in normaler Weise ihre Resorption, sodass schliesslich das grosse vierbeinige Fröschchen das sehr viel kleinere, mit dem Bauch nach oben gewandte, ebenfalls vierbeinige Fröschchen, das mit ihm am Kopf verwachsen war ans Land trug. In anderen Fällen dagegen, wo die Froschlarven schlecht ernährt sind, bleiben sie nicht nur im Wachstum, sondern auch in Differenzierung entsprechend zurück, wie das eben bei den Verwachsungen nicht der Fall ist.

Die physiologische Symbiose wurde eine sehr vollständige in den Fällen wo es Born gelang dem Darm der Hauptlarve ein Stück des Darms der Nebenlarve anzufügen, sodass beide zusammen fungierten. Es kommt sogar bei der Bauchvereinigung vor, dass ein längeres Stück Darmrohr beiden Partnern gemeinsam ist. Der höchste Grad der Symbiose aber findet dann statt, wenn durch die Anfügung eines ganzen Körperendes mit allen seinen Organen der hintere Abschnitt ersetzt oder doubliert wird, sodass die so zusammengesetzte Larve gerade so lebt als wie eine von vornherein einfache Larve, indem die Organe des Vorderstückes und des Hinterstückes genau so zusammenarbeiten, wie die zusammengehörigen Teile eines Exemplars. Die so zusammengesetzten Tiere unterscheiden sich in ihrem Wachstum, ihrer Ernährung und ihren Bewegungen in nichts von gewöhnlichen Larven, sodass es also gelungen ist, eine vollständige physiologische Einheit zu erzielen. Born ersetzte ferner das abgeschnittene Hinterstück durch ein längeres, und erhielt so verlängerte Larven. Derartige „zu lange“ Larven haben mehr Wirbel als in der Norm, zahlreichere Muskelmetameren, ein längeres Rückenmark und einen längeren Mitteldarm ohne dass dies Plus störend wirkt. Born erzielte auch Larven mit doppelter Medulla oblongata und den zugehörigen Nerven und Ganglien, doppeltem Ohr- und Kiemen-

apparat, was alles die Entwickelung, das Fressen und die Beweglichkeit nicht im mindesten störte. Für diese Bildungen lässt sich der alte Satz omne vivum ex ovo umändern in den Satz unum vivum ex ovis duobus. Damit lässt sich der Begriff „Individuen“ für die Wirbeltiere nicht mehr aufrecht erhalten. Es giebt keine Individuen sondern nur Personen. Teilstücke zweier aus verschiedenen Eiern gebildeter Tiere lassen sich eben zu einem vollkommenen Wirbeltier vereinigen. Es entsteht also hier ein einheitlicher Organismus aus zwei Eiern. Die Einheit des Organismus beruht also nur auf der richtigen Zahl, Lagerung und Verbindung der für das Leben nötigen Organe.

Wie schon die oben erwähnten Defektversuche den negativen Nachweis lieferten, dass der Wegfall normaler Nachbarschaft keinen Einfluss auf die Entwickelung der noch erhaltenen Teile hat, so wird durch diese Verwachsungsversuche der positive Nachweis erbracht, dass das Hinzutreten der heterogensten neuen Nachbarschaft keinen korrelativen Einfluss auf die Entwickelung der Teile ausübt, sodass dieselben auf Selbstdifferenzierung der einzelnen Teile beruht und weder ein negativer noch ein positiver korrelativer Einfluss dabei zur Geltung kommt. Die organbildenden Keimbezirke verrichten eben eine Mosaikarbeit.

Dies wird besonders klar, wo zwei Gehirne miteinander verwachsen sind. Hier entwickelt sich die Gehirnbasis jedes Partners bis zur Verwachsungsstelle genau so wie bei einem unversehrten Tier, trotzdem eine gemeinsame Hirnhöhle hergestellt ist. So vereinigen sich angeschnittene primäre Augenblasen, z. B. zwei hintere untere Abschnitte und wachsen weiter fort wie normal. An der Stelle der Epidermis, in der die Tendenz der Linsenbildung steckt, findet diese auch dann statt, wenn in dem Schnitt die Hälfte des Auges und damit die Hälfte jener Epidermisstelle entfernt und an dessen Stelle eine anormale Nachbarschaft zu der Hälfte der Augenanlage des anderen Partners getreten war, vorausgesetzt, dass die Linseneinstülpung nicht schon begonnen hatte. Am auffallendsten ist es, dass sich selbst ganz kleine unbedeutende Bezirke des Primordialkraniums bei weitgehendem Verlust der anschliessenden Teile selbständig in ganz charakteristischer Weise ausbilden, obschon zur Zeit der Zusammenfügung noch keine Spur von ihnen vorhanden war, sondern nur ein ganz indifferentes Mesoderm als erste Anlage vorlag.

Diese grundlegenden Arbeiten von Born liefern namentlich in den Defektversuchen auch dafür den vollen Beweis, dass die normale Entwickelung zunächst ganz unabhängig vom Centralnervensystem verläuft, ein Ergebnis, was dann später von Schaper durch ähnliche Defekt-

versuche in einigen Fällen, wie Born sie in seinen Defektversuchen in so grosser Zahl angestellt hat, bestätigt werden konnte. Erst in einer späteren Periode beginnt eine funktionelle Wechselwirkung der Organe aufeinander, sodass, wie schon früher bemerkt, wir mit Roux zwei Perioden der Entwickelung der Person zu unterscheiden haben, die Periode der organbildenden oder selbständigen Entwickelung resp. des embryonalen Lebens und die Periode der funktionellen Entwickelung resp. des Reizlebens.

Regeneration.

Nach Barfurth ist die Regeneration „als Wiederherstellung eines organisierten Ganzen aus einem Teil desselben“ zu definieren. Dabei unterscheidet Barfurth eine physiologische Regeneration von einer pathologischen, indem bei der ersteren Art der betreffende Ausgangsteil von vornherein gegeben ist, wie z. B. die Keimschicht für den fortlaufenden Ersatz des sich fortwährend abstossenden geschichteten Plattenepithels, während bei der pathologischen Regeneration der künstlich gesetzte Fortfall von einem Rest wiederhergestellt wird. Dabei ist das kleinste organisierte Ganze die Zelle, wenigstens im morphologischen Sinne. Es sind aber nach Barfurth die physiologische und die pathologische Regeneration, wie auch die Postgeneration nur verschiedenartige Äusserungen eines und desselben schöpferischen Vermögens im Organismus nämlich der Fähigkeit der Selbstdifferenzierung (Roux).

Im allgemeinen sind alle Tierklassen fähig zur Regeneration und zwar schon während ihrer Entwickelung vom Ei und ebenso vermögen alle Gewebsarten sich zu regenerieren, allein diese Regenerationsfähigkeit nimmt an Stärke mit der ontogenetisch und phylogenetischen Entfernung vom Elementarorganismus (Ei, Zelle) ab, sodass man im allgemeinen sagen kann, je tiefer das betreffende Tier steht, und je jünger es ist, um so leichter vollzieht sich die Regeneration. Dabei geschieht die Regeneration nur auf Grund der mitotischen Zellteilung und der Modus sowie die zeitliche Aufeinanderfolge der Regenerationen geschieht im allgemeinen gerade so, wie bei der normalen Entwickelung, sodass das Produkt der Regeneration dem jeweiligen Entwickelungsstadium des betreffenden Tieres entspricht.

In betreff einzelner Zellen hat als erster Roux durch seine Anstichversuche an Amphibieneiern den Beweis geliefert, dass sowohl in unbefruchteten wie in befruchteten Eiern Regenerationsvorgänge vorkommen, falls der Zellkern ganz oder die Hälfte oder ein Viertel des Furchungskernes erhalten blieb, wie schon vielfach durch Experimente an einzelligen Organismen der Nachweis geliefert ist, dass nur kern-

haltiges Protoplasma dauernd lebensfähig ist. Im übrigen verweise ich auf das bei der Postgeneration gesagte.

In Bezug auf die Regeneration der einzelligen Organismen (Infusorien) hat dann Nussbaum zuerst den Nachweis geliefert, dass kernlose Stücke zwar bis zum zweiten Tage nach der Operation am Leben blieben, ja Gruber stellte fest, dass ein Bildungsprozess, wenn er einmal am kernlosen Stück in Gang gesetzt war, auch ohne den Kern weiter verlaufen kann, aber beide Autoren kamen zu dem Resultat, dass eine Regeneration des kernlosen Stückes zum kernhaltigen Tier nicht vorkommt. Zu demselben Resultat gelangte Verworn. Von einer verhältnismässig grossen Radiolarie trennte Verworn ein kernloses Stück Ektoplasma ab. Nach einer kurzen Erregungsperiode schloss sich die Schnittwunde, das kernlose Stück sandte Pseudopodien aus und ergriffen sogar Beute, die aber niemals ganz aufgelöst wurde und nach einiger Zeit (Stunden oder Tagen) ging das kernlose Stück zu Grunde. Ebenso gingen isolierte Kerne ohne die geringsten Regenerationserscheinungen zu zeigen ausnahmslos zu Grunde. Dagegen regenerierte die Centralkapsel des Tieres, welche ausser dem Kern noch Protoplasma enthält, auch nach Entfernung des gesamten Ektoplasmas anstandslos das ganze Tier wieder. Hieraus folgt, dass nur derjenige Teil der Zelle bei den Protozoen, den wir früher als Markteil (Protoblast) bezeichnet haben, also Kern mit umgebendem Protoplasma im stande ist die Regeneration zu bewerkstelligen. Doch kommt es hierbei nicht auf die Quantität der Kernsubstanz an, schon ein Teilstück des Kernes genügt.

Bei den Metazoen liegen ungezählte Versuche über Regeneration vor da bei dem Interesse, welches der Gegenstand erweckt und der Leichtigkeit mit der solche Experimente anzustellen sind, sich eine sehr grosse Menge von Forschern auf dies Gebiet geworfen haben. Fast überall stossen auch diejenigen Experimentatoren, welche analytische Experimente über die Entwickelungsmechanik anzustellen beabsichtigen, auf diese Regulationsvorgänge, durch die sich die Organismen der Eingriffe zu erwehren bestrebt sind. Es kann hier natürlich nur auf wenige Resultate eingegangen werden, da es durchaus nicht im Rahmen unserer Darstellung liegt die Litteratur durch genaue Aufzählung zu erschöpfen. Vielmehr kommt es uns hier nur darauf an, diejenigen Thatsachen hervorzuheben, welche für eine allgemeine Betrachtung wertvoll zu sein scheinen.

Auf die Untersuchungen über die Regeneration der Keimblätter an Amphibien von Barfurth welche den Übergang von der Regeneration an Eiern zur Regeneration der einzelnen Gewebe bildet, haben wir bereits bei der Besprechung der Postgeneration hingewiesen. Wir sahen, dass die Keimblätter sich nach der Verletzung wieder regenerierten

und zwar so, dass sich niemals ein Keimblatt in das andere umwandelt, sodass also die Keimblätter in Bezug auf die Regeneration vollkommen spezifiziert sind, also stets ihre Eigenart bewahren.

Die Regeneration der Gewebe wurde besonders an den Larven von Amphibien durch Fraisse und Barfurth aufs Genaueste untersucht und diese Resultate stimmen auch mit denjenigen an höheren Wirbeltieren überein. Danach besitzen alle Gewebsarten die Fähigkeit der Regeneration aber sodass jedes Gewebe nur gleichartiges Gewebe wieder erzeugt und es gehen dabei alle Regenerationen durch mitotische Teilung von präexistierenden Elementen aus, welche ihren embryonalen Charakter bewahrt haben. Nach Barfurth ist diese „pathologische“ Gewebsregeneration nur eine gesteigerte und durch Herstellung einer Unterbrechungsfläche im Sinne von Roux modifizierte „physiologische“ Regeneration. Dabei ist das Produkt der Regeneration abhängig vom jeweiligen Entwickelungsstadium, und ganz ähnlich wie sich bei der Entwickelung die einfachen Gewebe, z. B. die Epithelien früher ausbilden als die komplizierten z. B. die quergestreiften Muskeln, so werden auch die einfachen Gewebe schneller regeneriert als die höher differenzierten, sodass die Reihenfolge in der sich die Gewebe regenerieren nach Barfurth folgende ist: a) Epidermis; b) Rückenmark; c) Chorda und skeletogenes Gewebe; d) Bindegewebe, Cutis und Kapillaren; e) Quergestreifte Muskulatur; f) Peripheres Nervensystem.

Einige besonders wichtige experimentelle Resultate verdanken wir Barfurth. Zunächst gelang es Barfurth durch systematisch variirte Amputation von Gliedmassen bei jungen Axolotln (Siredon pisciformis) eine Bildung überschüssiger Gliedmassenteile, eine Hyperdaktylie experimentel zu erzeugen. Barfurth bezeichnet diesen Vorgang als einen superregenerativen. Nach der Amputation der Antibrachien wurde durch einen zweiten Schnitt ein Stück des Radius oder der Ulna am Amputationsstumpf so abgetrennt, dass das Stück noch durch die Weichteile mit dem Amputationsstumpf zusammenhing, durch diese Art der Verwundung wurden zwei oder mehr Regenerationscentren geschaffen, aus dem die Superregeneration einer Hand oder eines Fingers erfolgte. Diese Centren bestehen stets aus mehreren Zellen, sodass zur Erzeugung des Vorgangs ein Zellkomplex nötig zu sein scheint, und tritt diese Erzeugung mehrerer Regenerationscentren um so leichter auf, je näher die Amputationsfläche dem proximalen Ende der Extremität liegt, wodurch die regenerative Leistung natürlich komplizierter sein muss. Je stärker die Regenerationskraft der Extremitäten, wie z. B. beim Axolotl und Triton ist, um so leichter tritt die überschüssige Bildung auf, während sie bei Rana fehlt, welche Amphibie die Regenerationskraft überhaupt nur in geringem Masse in früher Jugend besitzt.

Zu ähnlichen Resultaten gelangten Piana und Tornier am Triton, Giard am Pleurodeles Woltlii.

In vielen Fällen ist die Art der Verletzung massgebend für die Form des entstehenden Regenerats. So stellt sich wie Barfurth an Frosch- und Tritonenlarven nachgewiesen hat, die Achse des Regenerationsstückes stets senkrecht zur Schnittfläche ein bei Tieren, welchen die Schwanzspitze weggeschnitten wurde. Wurde dieselbe schief oben oder schief unten abgeschnitten, so wurde auch die Schwanzspitze schief regeneriert, welche im Verlauf des Wachstums durch die Schwimmfunktion und die Schwerkraft und durch ordnende Einwirkung des Organismus selber gestreckt wurde. Ferner gelang es Barfurth eine regenerative Gabelung des Schwanzendes (cauda bifida) künstlich an Amphibienlarven zu erzeugen, indem er mit einer heissen Nadel das kaudale Ende des Rückenmarks durchsengte wobei als Wesentliches die Chorda dorsalis weder zu stark noch zu gering verletzt werden darf. Während das verletzte Schwanzstück weiter wächst, sprosst an der Verletzungsstelle selbständig regenerativ ein zweites Schwanzende hervor. Jeder Ast der so erhaltenen Gabel enthält Chorda dorsalis, die Arteria caudalis, quergestreifte Muskulatur und in der Regel auch Rückenmark. Hervorzuheben ist ferner, dass nach Barfurth eine reichliche Ernährung keinen Einfluss auf Regenerationsvorgänge hat, indem dieselbe auch im Hungerzustand der Tiere vor sich geht, während die Temperatur für die Regeneration bei den Kaltblütern sehr erheblich in Betracht kommt. Bei niedriger Temperatur wird die Regeneration sehr verlangsamt, während bei einer Temperatur von 15—20° das Tempo ein sehr viel schnelleres wird. Ein Einfluss des Centralnervensystems auf die Regeneration ist nicht nachweisbar.

Besonderes Interesse hat der Nachweis erregt, dass die ontogenetisch bekanntlich vom Ektoderm gebildete Linse nach ihrer Entfernung aus dem Auge von dem oberen Rand der Iris also von einem Abkömmling des Medullarrohrs wieder vollständig regeneriert werden kann. Diese Experimente wurden an Tritonen, Larven und ausgewachsenen Tieren, auch an Larven von Salamander macul, von Collucci, G. Wolff, E. Müller, A. Fischel u. A. angestellt und histologisch sehr genau kontrolliert. Makroskopisch wurde schon im vorigen Jahrhundert der Linsenersatz von Bonnet und von Blumenbach beobachtet.

Die Linse wurde durch einen Cornealschnitt und leichten Druck auf das Auge ohne Rest entfernt. Nach rascher Heilung der Cornealwunde vergrössern sich die beiden Lamellen aus denen die Pars iridica des Augenbechers besteht, eine Depigmentation und Proliferation der Zellen tritt ein und zwar konzentriert sich dieser Vorgang alsbald auf einen Bezirk des oberen Pupillarrandes. Es bildet sich an der Um-

schlagsstelle beider epithelialen Lamellen der Iris eine knospenartige solide Zellwucherung, in welcher sich dann sekundär der erweiterte Spalt zwischen beiden Lamellen fortsetzt. Auf diese Weise bildet sich ein Säckchen mit vorderer dünner und heiterer dickerer Wand, deren letzterer Zellen sich zu typischen Linsenfasern auswachsen. Zunächst bleibt die so neugebildete Linse an einem Stil mit den oberen Rand der Iris noch einige Zeit verbunden. Später löst sich diese Verbindung und die jetzt frei weiter wachsende Linse nimmt die normale Stellung ein. Fischel, der diesen Vorgang der Linsenregeneration am Auge der Salamanderlarven sehr genau nachuntersuchte, fand an diesen Tieren, die bedeutend langsamer regenerieren als die Tritonen, ebenfalls, dass die ersten Erscheinungen an der Iris nach der Operation, die Depigmentation, die Längsstreckung der Zellen und die Abhebung beider Epithellamellen in allen Teilen der Iris also auch am unteren Rand vor sich gehen. Es beruhen alle diese Vorgänge auf einem durch die Operation ausgelösten

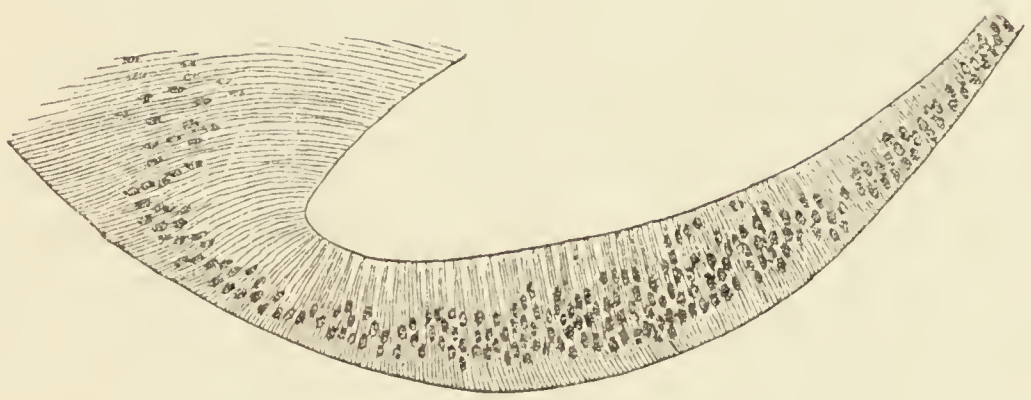


Fig. 58.

Meridionalschnitt durch die Linse des Hühnchens, zur Demonstration der meridionalen Zellreihen. Nach Rabl: Über den Bau und die Entwickelung der Linse.

Akt der Selbstthätigkeit der Epithelzellen, wodurch der Rand der Iris auf ein früheres Entwickelungsstadium der normalen Ontogenese, dem Stadium der sekundären Augenblase zurückzukehren bestrebt ist. Man ist also berechtigt zu sagen, dass die Iris zunächst auf den früheren embryonalen Zustand zurückkehrt, sodass also eine Entdifferenzierungsprozess, wie es Ribbert genannt hat, vor sich geht. Am ganzen Pupillarrand wandelt sich der normalerweise scharfkantige Irisrand in eine Falte um die sich mehr und mehr ausbuchtet und auf dem Querschnitt die Gestalt eines Bläschens hat. Während aber diese Vorgänge zunächst ohne Zellvermehrung sich vollziehen, treten dann die Zellteilungen, aber nur in der Falte des oberen Randes, welche sich zu einem Bläschen umwandelt, auf, während im Gegensatz hierzu die Erscheinungen am unteren Irisrand zurückgehen. Später tritt dann an der hinteren Wand des Bläschens die Umwandlung der Zellen zu Linsenfasern ein, bis sich eine Linse entwickelt hat, die morphologisch und wohl auch physiologisch sich in nichts von der normalen Linse unterscheidet. Bedenkt

Fig. 59.

Äquatorialschnitt durch die Linse des Hühnchens zur Demonstration der radiären Lamellen. Nach Rabl: Über den Bau und die Entwickelung der Linse.

man nun, dass die Linse namentlich nach den neuen Untersuchungen Rabls ein keineswegs einfaches, sondern recht kompliziert gebautes Organ ist, so ist diese Neubildung in der That überraschend. Ich gebe zwei Abbildungen der normalen Entwickelung der Linse des Hühnchens, nach Rabl, bei (Fig. 58 und Fig. 59), um den komplizierten Bau derselben zu veranschaulichen. Wie Rabl nachgewiesen hat, besteht der Linsenkörper nicht aus konzentrischen Schichten, sondern seine Linsenfasern sind zu radiären Lamellen vereinigt, welche sich erst am Ende der Entwickelung des Organs aus den in meridionaler Reihe stehenden Zellen bilden.

Die Ablösung der neugebildeten Linse vom oberen Irisrand erfolgt nach Fischl mechanisch durch das Gewicht der Linse.

Wie Fischel ferner nachweist, verläuft die Linsenregeneration aber keineswegs jedesmal nach den soeben geschilderten Vorgängen, nicht selten kommt es zu Variationen. So kann unter Umständen die primäre Bildung eines Bläschens ausbleiben, indem zunächst eine solide Zellwucherung entsteht die erst sekundär sich aushöhlt. Ferner kann sich

die Ausdehnung der Linsenanlage sich über den Bezirk der Pupille hinaus entlang der Iris erstrecken. Einmal fand Fischel (unter 500 operierten Tieren) bei einem Tier, wo nicht nur die Linse, sondern auch die obere Irishälfte entfernt war, dass die Neubildung aus der unteren Irishälfte stattgefunden hatte, sodass also auch diese die falkultative Fähigkeit besitzt, sich zu Linsenfasern zu differenzieren (Fig. 64). Fischel erhielt nach absichtlichen Läsionen des Irisrandes wiederholt mehrfach Regenerationen der Linse, die vielfach von der Norm ab-

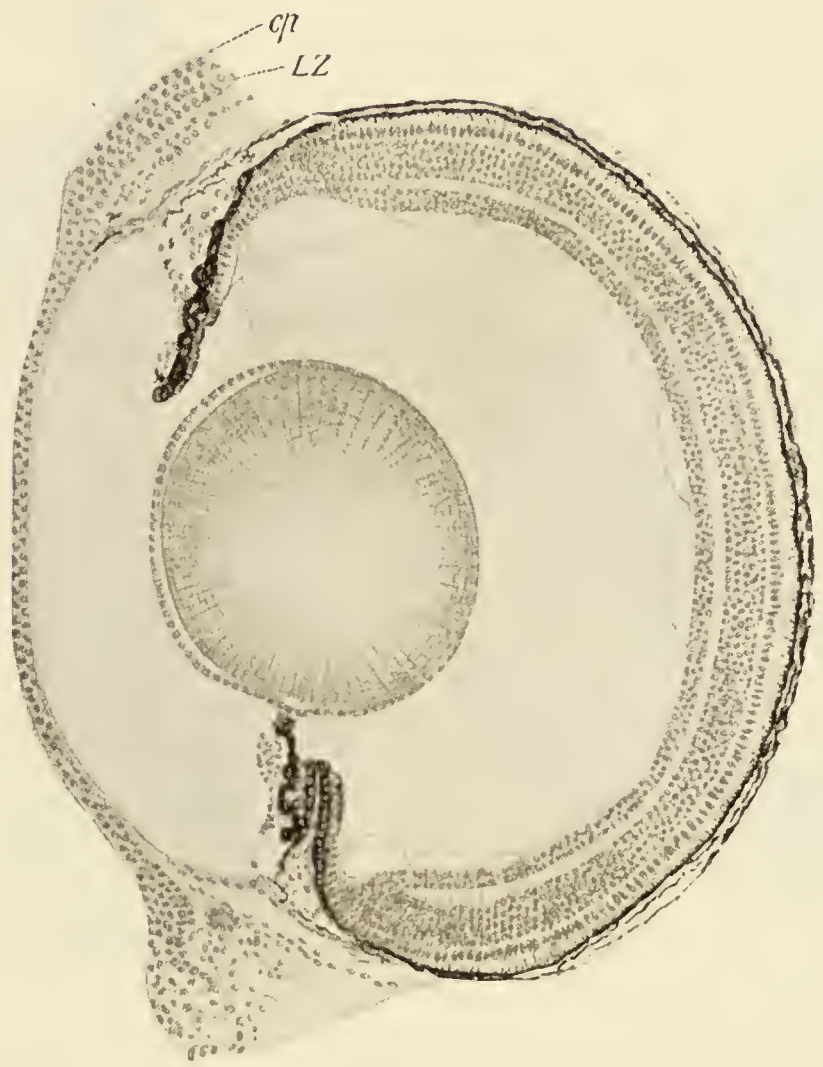


Fig. 60.

Meridionalschnitt durch das normale Auge einer 40 mm langen Salamanderlarve. (Die Figur soll als Vergleichsobjekt dienen) *cp* Hautepithel, *LZ* Leydigsche Zellen. Vergr. 1/45. Nach Fischel: Über die Regeneration der Linse.

weichen, zuweilen aber auch zwei vom Pupillarrande aus regenerierte, wohl entwickelte und vollkommen normal gebildete Linsen. Diese neugebildeten Doppellinsen stellt Fig. 63 dar. Die Doppelbildungen entstehen entweder nebeneinander am Pupillarrand, häufiger aber übereinander, welche dann, da sie meist zuerst genügend getrennt sind zur Entwickelung von Zwillingslinsen führen. Dabei entstehen in unmittelbarer Nähe des Pupillarrandes grössere Linsen, während sich höher oben nur kleine Linsencharaktere tragende Gebilde finden, sodass also die hintere Epithellamelle der Iris in allen ihren Abschnitten fakultativ im Stande ist, die Anlage einer Linse zu produzieren. Ferner

gelang es Fischel ohne die normale Linse aus dem Auge zu entfernen, indem er sie durch einen erheblichen Druck auf die Cornea aus ihrer normalen Lage brachte, eine Neubildung an der Iris zu erzeugen in Gestalt eines Bläschens aber mit einem minimalen Lumen und einer für ein Linsenbläschen viel zu grossen Zellmasse, sodass dieses Regenerationsprodukt bei erhaltener alter Linse keine wesentliche Ähnlichkeit mit einer auf normal ontogenetischem Wege entstehenden

Fig. 61.

Fig. 62.

Fig. 61. Meridionalschnitt durch ein Auge, 54 Tage 9 Stunden nach der Linsenextraktion. Am oberen Pupillarrande hängt die neugebildete Linse. Der Glaskörper ist stark geschrumpft. *Sp* Spalt zwischen Chorioidea und Retina. Vergr. 1/45. Nach Fischel.

Fig. 62. Regenerierte, soeben abgelöste Linse. Die Ablösungsstelle sowohl an ihr, wie an der Iris noch kenntlich. Die Iris unregelmässig gefaltet, infolge von Läsionen bei der Operation. Vergr. 1/205. *L* Linse *J* (*o*) Iris obere Hälfte. Nach Fischel: Über die Regeneration der Linse.

Linsenanlage hat. Daraus schliesst Fischel, „dass zwar das Fehlen der Linse im Auge nicht das ausschlaggebende Moment zur Auslösung der Regeneration darstellt, dass aber die Art dieser Regeneration und damit die Beschaffenheit ihres Endproduktes sehr wesentlich von dem Fehlen oder Vorhandensein der alten Linse beeinflusst wird".

Was endlich die Lageverhältnisse der neugebildeten Linse angeht so fand Fischel sehr häufig Lageanomalien auch bei anatomisch normalem Bau, indem ein mehr oder minder grosser Teil ihres Körpers

von der Iris verdeckt wird, sodass dadurch in physiologischer Hinsicht die Linsenregeneration einen unzweckmässigen Restitutionsprozess darstellt. Aber auch die äussere und innere Form der neugebildeten Linsen zeigen sehr häufig Anomalien, sodass mit Rücksicht auf das Zustandekommen eines scharfen Netzhautbildes Fischel die meisten Produkte der Linsenregeneration als nicht sehr zweckmässig bezeichnet.

Endlich hat Fischel noch nachgewiesen, dass auch die Retina-

Fig. 63.

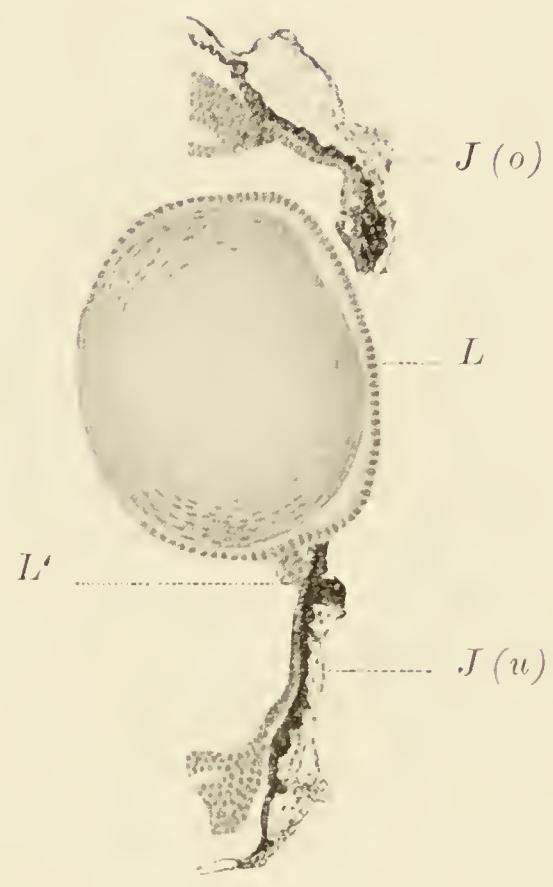


Fig. 64.

Fig. 63. Meridionalschnitt durch ein Auge, in welchem sich nach der Exstirpation der Linse zwei vollkommen normale, mit einem Teile ihres Körpers übereinander gelegene Linsen vom oberen Pupillenrande aus entwickelt haben. *Sp* Spalt zwischen Chorioidea und Retina. Vergr. 1/47. Nach Fischel.

Fig. 64. Unter der in gewöhnlicher Weise regenerierten Linse (*L*) findet sich, dem Pupillarrande der unteren Irishälfte anliegend aus der Pars iridica retinae stammendes kleines, mit den wesentlichen Charakteren einer Linse ausgestattetes Gebilde *L'*. 148 Tage nach der Operation. Vergr. 1/47. Nach Fischel: Über die Regeneration der Linse.

zellen unter Umständen sich in ganz charakteristischer Weise zu Linsenzellen ausbilden können.

Wir wenden uns nunmehr zu einer theoretischen Betrachtung der Regenerationserscheinungen.

H. Spencer hält die Regeneration der Organismen im Prinzip für dasselbe wie die Fähigkeit eines verletzten Krystalles sich selbst zu gänzen. Nach diesem Forscher wird in beiden Fällen die neu assimilierte Materie so abgesetzt, dass die ursprünglichen Umrisse wieder her-

gestellt werden. Wie beim Krystall das ganze Aggregat über seine Teile eine gewisse Kraft ausübt, welche die neu integrierten Moleküle zwingt eine bestimmte Form anzunehmen, so setzt auch bei den Organismen Spencer eine analoge Kraft voraus. Der Organismus als Ganzes übe eine solche Kraft über das neu sich bildende Glied aus, dass es zur Wiederholung seines Vorgängers wird. Nach Spencer besteht eben der Organismus aus „Einheiten“, welche das Vermögen besitzen, sich je nach dem Bedürfnis zu jedem, gerade notwendigen Organ zusammen zu ordnen. Wie Rauber, dem wir sehr interessante Untersuchungen über die Reparatur der Krystalle verdanken, bemerkt, besteht die Ähnlichkeit mit der Regeneration der Organismen darin, dass bei beiden die Ursache vorwiegend in der inneren Struktur der stofflichen Grundlage und in dem Einflusse äusserer Verhältnisse liegt. Der Verlauf an den verletzten Krystallen ist so, dass sich abgeschliffene Ecken oder Kanten vollständig ergänzen im Verlauf der Zeit und unter gleichzeitigen Wachstums des Krystalles im ganzen, wenn die erforderlichen äusseren Bedingungen gegeben sind. Die Achse der neugebildeten Ecke bildet mit der Achse des Torso nie eine gebrochene Linie, sondern ist ihre unmittelbare Fortsetzung. Halbierte Krystalle ersetzen die verlorene Hälfte u. s. w. Rauber stellte aus grossen Alaunkrystallen willkürlich gewählte geometrische Körper her, z. B. Oktaeder, Pyramiden, Kugeln, Würfel etc. und aus diesen Körpern werden in oft wunderbarer Weise fast stets normale Krystalle wieder hergestellt. Barfurth äussert sich über diese Versuche folgendermassen: „Die Versuche Raubers über die Regeneration der Krystalle fordern immer wieder zu Vergleiche mit den entsprechenden organischen Vorgängen auf. Wenn man eine Alaunkugel mit den Hammer in tausend kleinen Splittern zerschlägt, wird sich jeder dieser Splitter unter den gleichen äusseren Bedingungen in reiner Mutterlauge zu einem kleinen Alaunoktaeder entwickeln. Die verschiedenen Anfangsformen bei gleicher Endform erinnert an ähnlichen Erscheinungen bei der Regeneration von Hydra, Tubularia u. a. Während aber, wie Rauber hervorhebt, hiebei die Form ganz nebensächlich und nur die Gleichheit des Stoffes und der Struktur erforderlich ist, können wir bei der Entwickelung und Regeneration organischer Körper der Form keineswegs alle Bedeutung absprechen, da die bei Verletzungen hergestellte Form auch den Modus und die Form des Regenerats beeinflusst“.

„Eine weitere Ähnlichkeit liegt darin, dass Alaunkugeln wie Organismen durch ungleichmässiges Wachstum zu ihrer Endform gelangen, dort durch Apposition, hier durch Intussusception.“

„Während aber der Krystall die Fähigkeit unendlicher Dauer besitzt, hat der Organismus eine begrenzte Existenz; der Krystall

muss also gleichgestellt werden einer ganzen unendlichen Generationsfolge."

„Der Unterschied in der chemisch-physikalischen Struktur lässt sich so ausdrücken, dass bei den Organismen erworbene (man vergleiche damit die Hypothese Roux's über die Entstehung des Lebens durch successive Züchtung und Häufung der Grundqualitäten des Lebens), bei den Anorganismen ursprüngliche Strukturen vorliegen. Damit hängt der früher öfter hervorgehobene gewaltige Unterschied zwischen beiden Naturprodukten zusammen."

Rauber selber äussert sich neuerdings dahin: „Wie bei der Ei-Furchung ein isoliertes Furchungssegment früherer oder späterer Stufen der Furchung einen kleinen Voll-Embryo liefern kann, so liefert auch das kleinste Voll-, Ecken- oder Kantensupplement einen kleinen Voll-Krystall. Auffallend stimmt die Theorie der Totipotenz der Zellen der Multicellulaten mit den Verhältnissen der Krystallregeneration überein, mag man über die Verschiedenheit krystallinischer und organischer Strukturen im übrigen Gedanken haben, welche man will".

Roux und Barfurth sind der Ansicht, dass die Regenerationsfähigkeit eine primäre Eigenschaft des Bion (Zelle) ist und dass die Regeneration (oder indirekte Entwickelung) einmal durch Sprossung, sodann auch durch Umlagerung und Umdifferenzierung geschehen kann, dabei ist Barfurth der Ansicht, dass der Regeneration eine gewisse Selbständigkeit unter den organischen Gestaltungsprozessen zukommt, sodass sie also keine einfache Wiederholung der Ontogenese wäre. Barfurth betont aber, dass auf Grund der bisherigen Thatsachen sich noch keine allgemeine Theorie der Regeneration aufstellen lässt.

O. Hertwig ist mit Spencer der Ansicht, dass die bei der Regeneration sich abspielenden Prozesse als Wachstumskorrelationen zu erklären sind. Durch die Örtlichkeit und durch die Beziehungen des Keimgewebes zum Ganzen wird es bestimmt, ob an einer Tritonlarve sich ein grösserer oder kleinerer Abschnitt regeneriert, ähnlich wie die Knospe einer Pflanze je nach den Ursachen, die während der Entwickelung auf sie einwirken zur Wurzel, Laubspross oder Blüthenstand entwickeln kann. Immerhin sieht auch O. Hertwig in dem Regenerationsvermögen eine primäre Eigenschaft der lebenden Substanz.

Pflüger verlegt die Ursache der Regeneration in die durch die Verletzung gebildete Wundfläche. Sie zieht Nährmaterial an sich, bildet es in organische Masse um und wirkt sichtend und organisatorisch auf die neuangesetzte Schicht. Mit Recht bemerkt Fischel hierzu, dass wir bei der Regeneration der Linse gar keine solche Wundfläche haben und trotzdem tritt Regeneration ein.

Nach Weismann ist die Regeneration eine Anpassungserscheinung und zwar soll die Regenerationskraft eines Organes abhängig sein von seiner Verlusthöhe und seiner biologischen Bedeutung. Die Regeneration eines Organes soll also dann nur vorgesehen sein, wenn dieses Organ von besonderer biologischer Bedeutung für das betreffende Tier ist und ferner, wenn die Wahrscheinlichkeit des Verlustes, den es im Leben des Tieres entfalten kann eine hohe ist. Dieser Annahme widersprechen die thatsächlichen Verhältnisse. So z. B. regenerieren innere Organe wie die Leber sehr wohl. So habe ich nach Unterbindung des Ductus choledochus am Kaninchen, massenhaftes Auftreten von Mitosen in den Leberzellen, nicht den Gallengangsepithelien beobachtet, ein Vorgang, der wohl sicher zu den Regenerationen zu zählen ist. Ähnliche Befunde hatten Orth an der Leber des Menschen. Derartige Beispiele führt auch Fischel noch eine ganze Reihe gegen Weismanns Ansicht an. Ausserdem hat Morgan zahlreiche Experimente angestellt, welche die Weismannsche Ansicht widerlegen, so dass wir mit Fischel sagen können, dass die Anpassungstheorie der Regeneration sich auf keine einzige unanfechtbare Thatsache stützt, sondern im Gegenteil zu vielen im direkten Widerspruch steht.

Fischel benutzt in geschickter Weise die Vorgänge der Linsenneubildung als Mittel zur Beurteilung des Wesens der Regeneration. Nach ihm ist das prinzipielle Wesen des Prozesses der Linsenneubildung die Differenzierungsfähigkeit eines grossen Teiles der Zellen des retinalen Blattes des Augenbechers zu Linsenfasern. Sie lässt sich weder durch phyletische, da sie sich nicht durch Vererbung erklären lässt, noch durch ontogenetische Vorgänge erklären, vielmehr ist diese uns bis dahin unbekannte Differenzierungsfähigkeit der Zellen des retinalen Blattes des Augenbechers ein Vermögen für welches nicht erst besondere Einrichtungen getroffen werden mussten, sondern welches sich von selbst als eine unbeabsichtigte Nebenwirkung der bestehenden Organisation eingestellt hat, und dadurch wird nach Fischel das Wesen der Regeneration überhaupt charakterisiert. Der Satz, die Regenerationskraft ist eine primäre Eigenschaft der Zellen, hindert nicht, dass sie in verschiedenen Zellen verschieden stark ausgebildet sein kann, ebenso wie die Thatsache, dass eine Ganglienzelle des Erwachsenen sich nicht teilt, die Zellteilung als primäre Eigenschaft der Zelle nicht in Frage stellt. Dieser Satz, dass die Regeneration eine primäre Eigenschaft der Zelle ist, muss nach Fischel einer jeden Regenerationstheorie als Unterlage dienen; das hindert nicht die Annahme, dass diese Kraft an das Rouxsche Nebenidioplasma gebunden ist. Dabei wird aber das Zustandekommen des Regenerates nicht ausschliesslich durch die Rücksicht auf das Ganze sondern in erster Linie lediglich von der spezifischen Differenzierungs-

fähigkeit der Zelle bestimmt, welche ihrerseits durch die betreffende Struktur derselben gegeben ist.

Bei der Regeneration differenziert sich also nach Fischel die Zelle ohne Rücksicht auf den Zweck des Ganzen und ist in erster Linie Selbstdifferenzierung oder eventuell abhängige Differenzierung, doch können auch die äusseren Umstände einen bestimmten Einfluss ausüben. Stets vollzieht sich nach Fischel die Regeneration unter anderen Verhältnissen und durch andere Kräfte wie die Ontogenese, auch wenn der formale Ablauf der Regeneration den ontogenetischen Vorgang gleicht, vielmehr ist die Regeneration eine Zellreaktion auf geänderte äussere Umstände. Die Regenerationskraft ist eine immanente, nicht erst auf dem Wege der Vererbung durch Anpassung gewonnene, möglicherweise aber durch die letztere beeinflusste, Eigenschaft des Bion.

Andererseits sind andere Autoren ganz anderer Ansicht über die Regenerationserscheinungen. G. Wolff, dem wir die genauere, zielbewusste Untersuchung der Linsenregeneration am Tritonauge in erster Linie verdanken, geht davon aus, dass zweckmässige Anpassung an die Einflüsse der Aussenwelt das einzige Moment sei, dass den Organismus zum Organismus mache und das eigentliche Wesen des „Lebendigen“ darstelle. Ihm gilt daher die Linsenregeneration als strikter Beweis für die ursächliche Wirkung des Zweckes. Nach diesem extremen Standpunkt G. Wolffs wäre also die alte Teleologie, der der Zweck als erklärendes Prinzip galt, wieder inthronisiert.

Driesch und Morgan sind der Ansicht, dass es sich um dynamisch-teleologische Vorgänge bei der Regeneration handelt, also dass die Regeneration die Äusserung eines vitalistischen Faktors der „Lebenskraft“ ist. Dieser ist keine neue Energieart aber ob derselbe nur ein Komplex von physikalischen Kräften ist, den wir nicht erklären können, oder ob sein Wesen sich durch physikalische und chemische Ausdrücke nicht bezeichnen lässt, ist nach Morgan vorläufig nicht zu entscheiden.

J. Reinke, der eine kausale und eine teleologische Erklärung der organischen Gestaltungen für gleichberechtigt hält, ist der Ansicht, dass der selbstregulatorische Vorgang der Regeneration eine zweckmässige Reaktion auf die zugefügte Verletzung ist. So z. B. wirkt die Zerstückelung bei der, eine grosse einheitliche Riesenzelle mit vielen Kernen darstellenden Alge Caulerpa auf das im Zellenleibe waltende Dominantensystem wie ein Reiz und veranlasst dasselbe, aus altem somatischen Plasma neue Vegetationspunkte zu bilden. Mit diesen Vegetationspunkten ist die Ergänzung im Prinzip erledigt. Abgesehen von den auslösenden Reizen geht die Regeneration aus von Dominanten, die im somatischen Protoplasma der Pflanze ihren Sitz haben. Der Anlage

nach mussten diese Dominanten schon vor Einwirkung des auslösenden Reizes im somatischen Plasma schlummern.

Nägeli, dessen Idioplasmabegriff als Symbol aufgefasst dem Dominantenbegriff J. Reinkes sehr nahe kommt, legt dem Idioplasma geradezu seelische Eigenschaften bei indem er in seiner „Abstammungslehre“ (S. 193) in Bezug auf die Regeneration schreibt:

„Es ist als ob das Idioplasma genau wüsste, was in den übrigen Teilen der Pflanze vorgeht und was es thun muss, um die Integrität und die Lebensfähigkeit des Individuums wieder herzustellen. Diese merkwürdige Erscheinung beweist wohl unzweifelhaft, dass das Idioplasma in einem beliebigen Teil des Organismus Kunde erhält von dem, was in den übrigen Teilen vorgeht. Dies ist dann möglich, wenn seine Veränderungen und Stimmungen auf materiellen oder dynamischem Wege überall hin mitgeteilt werden. In diesem Fall muss es das lokale Idioplasma sofort fühlen, wenn ein wesentlicher Teil des Individuums mangelt, weil von dorther keine Mitteilungen mehr anlagen.“

Man sieht also die Auffassungen über das Wesen der Regeneration gehen noch sehr weit auseinander. Ja es scheint geradezu als ob dies Gebiet unserer Wissenschaft der Platz sein wird, wo die Entscheidung über die Giltigkeit einer rein materialistischen und einer vorurteilsloseren Naturauffassung ihren Ausgangspunkt nehmen wird.

Korrelationen unbekannter Art.

Mit dem Ausdruck „Korrelation“ (Wechselwirkung) wird von einigen Autoren alles mögliche bezeichnet, so sollen z. B. Atmung, Regeneration u. s. w. unter den Begriff „Korrelation“ fallen, dadurch wird dieser Begriff derartig verwässert, dass man sich gar nichts mehr dabei denken kann. Deshalb empfiehlt es sich diesen Begriff möglichst einzuschränken. Eine grosse Gruppe von Wechselwirkungen, die funktionellen Korrelationen, haben wir als funktionelle Anpassungen besonders behandelt und weil wir dort die Art der Wechselwirkung ziemlich genau kennen, so konnten wir sie auch direkt beim rechten Namen nennen, ohne den so geheimnisvoll klingenden Ausdruck Korrelation, hinter dem so gut wie gar nichts steckt, anwenden zu brauchen. Ich verstehe im folgenden unter Korrelationen nur diejenigen, vorläufig noch rätselhaften Wechselwirkungen, deren Resultate wir zwar sehen, von denen wir aber nicht wissen wie sie zustande kommen.

Die auffallendste derartige Korrelation ist der Zusammenhang der Entwickelung der Geschlechtsdrüse mit den sogenannten sekundären Sexualcharakteren. Hierzu gehört beim Mann die Entwickelung des Bartes und der Eigentümlichkeit des männlichen Kehlkopfes, bei der

Frau die Entwickelung der Mamma und der Eigentümlichkeit des weiblichen Beckens u. s. w. Worin dieser Zusammenhang besteht wissen wir nicht, höchstens können wir die Vermutung aussprechen, dass er auf chemischen Wege durch Vermittelung der Säftecirkulation zustande kommt. Wird der Mann oder werden die männlichen Tiere kastriert, so kommt es nur zu einer mangelhaften Ausbildung dieser sekundären Sexualcharaktere.

Höchst merkwürdig ist die Thatsache, dass alte Hennen nach dem Aufhören der Eierproduktion in ihrem Gefieder Ähnlichkeit mit den Hähnen bekommen (Hahnenfedrigkeit). Eine ähnliche Erscheinung findet bei den Frauen im vorgeschritteneren Alter statt, wo sich, namentlich nach Aufhören der Menses, die Entwickelung eines Schnurrbärtchens nicht selten einzustellen pflegt.

Ähnliche eigentümlichen Korrelationen hat A. Rörig an Cerviden neuerdings untersucht und ist dabei zu hochinteressanten Resultaten gekommen. Bekanntlich erlangen die Geweihe kurz vor der Brunstzeit ihre volle Ausbildung und werden nach deren Beendigung wieder abgeworfen, eine Periodizität des Erscheinens und Verschwindens die deutlich auf den sexuellen Charakter dieser Kampforgane hinweist. Die wesentlichen Resultate der Rörigschen Beobachtungen sind folgende: Geweihlosigkeit der Cerviden kommt einerseits bei vollkommen normalen männlichen Geschlechtsorganen, andererseits bei Abnormität derselben vor, sodass die Verkümmerung der Genitalien nicht die einzige Ursache der Entwickelungshemmung der Geweihe sein kann, wenn sie auch in manchen Fällen wohl als ursächlicher Faktor angesehen werden kann. Dagegen beeinträchtigt die Geweihlosigkeit an sich falls nur die Zeugungsorgane normal sind die Zeugungsfähigkeit nicht. Dagegen entwickeln weibliche Cerviden bei Erkrankung der Geschlechtsorgane Geweihe und zwar erzeugt einseitige Erkrankung ein einstangiges Geweih, beiderseitige Erkrankung komplettes Geweih. Die einseitige Erkrankung wirkt „transversal“. Also wenn das rechte Ovarium erkrankt, so bildet sich links eine Geweihstange. Weibliche Cerviden mit atrophischen Ovarien entwickeln regelmässig Geweihe. Hermaphroditen entwickeln ebenfalls Geweihe, die sich um so stärker ausbilden, je stärker die inneren Erzeugungsorgane sich den Typus des männlichen nähern. Bei weiblichen Cerviden können sich durch mechanische Reize an der betreffenden typischen Hautstelle Geweihe erzeugen. Wird dagegen ein junges Individuum, das noch keine Stirnbeinzapfen entwickelt hat, total kastriert, so entwickeln sich niemals Geweihe. Erfolgt die Kastration zur Zeit der Geweihreife, so erfolgt der Abwurf vorzeitig und es entsteht ein unvollkommen ausgebildetes Geweih mit Neigung zu Missbildungen. Die korrelative Wirkung der Testikelverletzung kann lateral oder transversal sein.

Ein zweites merkwürdiges Beispiel solcher Korrelationen stellt die Schilddrüse dar, welche als ein Stoffwechselorgan anzusehen ist. Dieselbe ist bekanntlich eine Drüse ohne Ausführungsgang mit sogenannter innerer Sekretion deren länglich runde Follikel mit Epithel ausgekleidet sind. Das Produkt dieser Drüsenepithelien wird dadurch in das Lymphsystem gebracht, dass die epitheliale Wandung der Follikel an einer Stelle atrophiert und nun ein offener Zusammenhang mit der Lymphwurzel und dem Lumen des Follikels hergestellt wird. In dem Sekret der Follikelzellen findet sich nach Baumann das Thyrojodin ein höchst merkwürdiger Eiweisskörper der sehr viel Jodgehalt besitzt, welches die Zellen der Schilddrüse aus dem Blut an sich ziehen und in Gestalt eines Eiweisstoffes aufspeichern. Durch derartige Veränderungen der chemischen Beschaffenheit des Blutes übt die Schilddrüse einen, allerdings im Einzelnen nicht nachrechenbaren Einfluss auf unseren Körper aus. Hierüber haben zahlreiche Experimente an Tieren und Beobachtungen an Kranken reichliches Material beigebracht. Wird z. B. an Hunden oder Kaninchen die gesamte Schilddrüse mit ihren Nebenschilddrüsen sorgfältig entfernt, sodass gar keine Schilddrüsensubstanz im Körper mehr vorhanden ist, so kommt es regelmässig zu schweren Erscheinungen am Nervensystem (Krämpfe, Tetanus), an denen das Tier zu grunde geht. Wird dagegen die Schilddrüsensubstanz bei jungen Tieren nicht vollständig entfernt, oder muss bei Menschen vor der Pubertät eine Kropfexstirpation ausgeführt werden, so tritt ein eigentümlicher Zustand ein, der als Cachexia thyreopriva bezeichnet wird. Es tritt dabei Stillstand des Wachstums namentlich Störung in der Knochenentwickelung auf, infolge spezifischer Degeneration des Epiphysenknorpels. Ferner wird die Haut rauh und trocken, Bindegewebe geht eine Veränderung ein die man als Myxödem bezeichnet und die geistigen Fähigkeiten nehmen sehr bedeutend ab (Cretinismus). Diese Folge des gestörten Stoffwechsels ist durch Füttern mit Schilddrüsenextrakt oder des Thyrojodins zu beseitigen. Umgekehrt kann auch die gesteigerte Thätigkeit der Schilddrüse schädlich werden, das zeigt der Hyperthyreoidismus, wie er sich in der Basedowschen Krankheit darstellt und diese Schädlichkeit kann unter Umständen durch Exstirpation der Schilddrüse beseitigt werden.

Eine weitere sehr interessante Korrelation besteht zwischen starken Aderlässen und dem Prozess der Bluterneuerung, wie ihn Neumann und Bizzozero nachgewiesen haben. Das Knochenmark der Reptilien, Vögel und Säugetiere, welches bekanntlich die Bildungsstätte der roten Blutkörperchen darstellt, wird nach ausgiebigen Aderlässen hyperämisch, die Fettzellen verschwinden und das Gefässnetz wandelt sich zu einem wahren endovasculären Organ der Blutregeneration um. In den er-

weiterten Venen finden sich zahlreiche Jugendformen roter Blutkörperchen (Erythroblasten), die besonders bei Säugetieren als kernhaltige rote Blutkörperchen leicht zu erkennen sind und zunächst noch wenig Hämaglobin enthalten. 10—15 Stunden nach dem Aderlass beginnen diese Vorstufen der roten Blutkörperchen sich mitotisch zu teilen und so wird ihre Zahl durch die wiederholten Aderlässe enorm gesteigert. Dasselbe kann man durch Anwendung gewisser Chemikalien erreichen, welche in die Blutgefässe injiziert das Hämaglobin der Blutkörperchen zerstören. (Jodcyan, Toluydendiamin etc). Die so veränderte Beschaffenheit des Blutes wirkt als auslösender Reiz auf die Neubildung von roten Blutkörperchen im Knochenmark. Neuerdings hat man diese für uns zunächst ihrem Wesen nach rätselhafte Korrelation, welche bisher nur zum Studium der Blutbildung diente auch zur Therapie der schweren Blutarmut junger Mädchen mit gutem Erfolge angewendet.

Autoren-Verzeichnis.

Altmann 48.
Barfurth 209, 224, 226, 234, 290, 295—298, 304, 305.
v. Baer, K. E. 15, 21.
Balbiani 70.
Ballowitz 51, 113.
de Bary 29.
Baumann 310.
Bechamp 48.
Behrens, G. 162—167.
van Beneden, E. 45, 47, 71, 73, 110, 165, 169.
Beneke 283.
Berthold 136.
Bier 254.
Bizzozero 310.
Blumenbach 178, 298.
Bonnet 298.
Born 288—294.
Boveri 72, 73, 80, 96, 163, 170, 171.
Brown, Robert 26, 63.
Brücke 30.
Bütschli 48, 50, 51, 136.
Carnoy 45, 91.
Chabry 209.
Chun 209.
Cohnheim 42, 216.
Collucci 298.
Corti 29.
Culmann 239, 240.
Darwin 20, 175.
Descartes 179.
Driesch 209, 307.
Ehrlich 47.
Engelmann 58, 127, 151.
Fick, R. 167.
Fischel, Alfred 298—303, 305, 306, 307.
Flemming 31, 45, 46, 51, 64—67, 70, 71, 73, 87, 89, 104, 218, 219, 225, 226, 280, 281.
Fol 90.
Fraisse 289, 297.
Frommon 45.
Gallardo 91.
Garnet 91.
v. Gerlach 65.
Grätz 91.
Grew, Nehimias 25.
Goebel 185.
Golgi 217, 219.
Gruber 296
Haeckel 62, 143.
Hartmann, E. v. 282.
Heidenhain, Martin 27, 40, 45, 47, 53, 58, 67, 71, 73, 104—115, 201, 215—217, 280.
Helmholtz 9, 22.
Henke 231.
Henle 47.
Hensen 43
Hertwig, O. 66, 72, 117, 118, 150, 158, 177, 200, 209; 305.
Hirsch, H. H. 253—259, 262, 264—266.
His 50, 52, 84, 93, 126, 130—135, 212.
Holmgreen 74.
Hooke, Robert 25.
Hoppe-Seyler 33.

Huppert 32, 35.
Joessel 255.
Joest 288.
Kant 3, 228.
Kirchhoff 10, 23.
Klein, E. 45.
v. Koelliker 28, 212, 219.
Korschelt 98, 288.
Kossel 34, 35, 66.
v. Kostanecki 91.
Krönig 190.
Kromayer 223, 283—285.
v. Kupffer 212, 219.
Lamarck 228.
Lebrun 91.
Leydig 51.
Lieberkühn 226.
Lotze 178, 179.
Ludwig 29.
Malpighi 25.
Maxwell 91, 92, 93.
Messerer 264.
Meves 64, 65, 98, 104.
Meyen 26.
Meyer, A. 212.
v. Meyer, G. H. 239.
Miescher 66.
Mohl v. 29, 47.
Morgan 78, 288, 306, 307.
Müller, E. 298.
Nägeli 29, 172, 174, 175, 308.
Nernst 36.
Neumann 310.
Nissl 219.
Nussbaum 296.
Oken 26.
Orth 306.
Ostwald, W. 192.
Plateau 48, 135, 136, 137.
Pfeffer 151.
Pflüger 185, 203, 305.
Purkinje 26, 28, 30, 47.
Quincke, G. 136.
Rabl 59, 125, 300.
Ranvier 134.
Rauber 254, 259, 261, 304, 305.
Reinke, Johannes 2, 19, 21, 32, 151, 152, 177—179, 181—184, 307, 308.
Reinke, Friedrich 45, 67, 72, 82, 87, 145, 212.
Remak 29.
Rhumbler 49, 50, 91, 105, 127—129.
Ribbert 299.
Rodewaldt 32.
Rollett 40.
Rörig, A. 309.
Roux, W. 13, 20, 38—41, 95, 99—104, 117, 118, 126, 133, 135—137, 139—143, 149, 240—250, 266, 267, 270—279, 286, 289, 295, 297, 305, 306.
Sachs, J. v. 54, 174, 185, 212, 224.
Schaper 234, 294.
Schenk 30.
Schleiden 26, 27, 30, 47, 63.
Schopenhauer 3, 23, 228.
Schultze, Max 29, 30, 47, 53, 126, 145.
Schultze, O. 202.
Schulze, F. E. 147, 148.
Schwann 27, 28, 30, 47, 52, 63.
Schwendener 259.
Sobotta 161.
Spencer, H. 303.
Strassburger 172.
Stricht, van der 106.
Tornier 298.
Treviranus 26, 29.
Trembley 288.
Verworn 296.
Virchow 1, 29, 148.
Vries, de 39.
Waldeyer 30, 31, 67, 68, 81, 158, 160, 171.
Weigert 217.
Weismann 39, 162, 175, 176, 235, 306.
Wetzel, G. 288.
Wiesner 39.
Wilson 210.
Wöhler 191.
Wolff, G. 298, 307.
Wolff, K. Fr. 26.
Wolff, J. 236, 239.
Ziegler, H. E. 36.
Zimmermann, K. W. 123.
Zschokke, E. 238, 239, 241.

Sachregister.

A.

Abhängige Differenzierung 195.
Abhängigkeit der Teile vom Ganzen 207.
Ableitung der Trajektorienstrukturen 245.
Abortiveier 162.
Abquetschung 277.
Abscheerung 275.
Abscheerungsfaserpaare 232, 270, 277.
Abscheerungskonstruktion 247.
Abstraktionen 181.
Abweichungen einer reinen Biegungskonstruktion 279.
Achillessehne 41.
Achsenfaden der Spermie 160.
Adenoides Gewebe 225.
Aderlass 310.
Ähnlichkeiten 136.
Äquatorialplatte 83, 102.
Aethalium septicum 32.
Äussere Einwirkungen 156
Aktiver Teil der Zelle 212.
Aktivitätshypertrophie 280.
Alaunkarmin 66.
Allgemeine Eigenschaften des Stoffes 16.
Allgemeines Strukturprinzip 217.
Alkaloide 183.
Alloplasma 212.
Alveolarschicht 49.
Amitose 79.
Ammonkarbonate 32.
Amöben 61, 126, 129.
Amöboide Bewegung 126—133.
Amphibien 44.
Amphioxus 209, 210.
Amputation 297.
Amputationsstumpf 254.
Anachronismen der Furchung 196.
Analytisches Experiment 14.
Anaphase 81, 115.
Anilinfarben als Kernfärbemittel 65.
Annuli fibrosi 232.
Anodonta 70.
Anorganische Verbindungen 35.
Anpassung des nervösen Centralorgans 228, 231.
Anpassungsfähigkeit 171.
Anpassung 157.
Anpassung, funktionelle 227.
Anpassungstheorie der Regeneration 306.
Antherenbildung 185.
Apfelsäure 154.
Arbeitshypothese 192.
Arbeitsdominante 181.
Architektur des Knochens 236.
Archoplasma 73.
Artefakte 48.
Ascaris megalocephala 80, 169.
Ascidienei 196, 209.
Asparagin 32.
Assimilation 157.
Astrosphäre 85.
Asursprung der Blutgefässe 233.
Attraktionssphäre 73.
Atypische Entwickelung 207.
Aufhebung der Schwerkraft 203.
Augenblase 294.

Ausbildung der Knochenstruktur 237.
Ausfällungen 48.
Auslösung 151.
Auslösungstheorie 176.
Auslösungsvorgang 157.
Ausnutzung, gleichmässige 263.
Auster 159.
Autoisoplassonten 39, 187.
Automatische Bewegung 126.
Autokineonten 39, 187.
Automerizonten 39, 187.

B.

Bänderspannungen 256.
Bakterien 62, 155.
Balken, horizontal eingespannter 258, 259.
Bandwurm 159.
Bart 308.
Basedow'sche Krankheit 310.
Bastardlarven 173.
Bauchvereinigung 291.
Baumaterial der Urzelle 188.
Beanspruchung des Schienbeins 256.
Beanspruchungssphären 257.
Bedeutung der mitotischen Kernteilung 99.
Bedeutung der Zellverbindungen 227.
Bedingungen, positive und negative 11.
Beeinflussung der Entwickelung 289.
Befruchtung 158, 165.
Befruchtungsakt 170.
Befruchtungsteilung 158.
Beschreibung 11.
Bestimmung der ersten Teilungsebene 199.
Bewegung 16.
Bewegungsapparat der Spermie 160.
Bewegungsenergie 17.
Bewegungsvorgänge 125.
Biegungsbeanspruchung 256.
Biegungsebene 275.
Biegungsfestigkeit 252.
Biegungskonstruktion 240, 247, 278.
Biegungslinien 275.
Biegungsmoment 263.
Bilaterale Symmetrie der Zelle 125.
Bildungsachse 197.
Bindegewebe 214, 266.
Bindegewebsfibrillen 214, 280.
Bindegewebszelle 214.
Bionten 39, 174.
Biophoren 39, 175.
Blutarmut 311.
Blutgefässwandung 256.
Bluterneuerung 310.
Blutkapillaren 86—88.
Bombinatorigneus 290.
Brenner 188.

C.

Cachexia thyreopriva 310.
Cauda bifida, künstliche 298.
Causalität 9.
Cellulosewand 62.
Centralkörperchen 52, 72—76, 82, 89, 160, 166.
Centralspindel 115.
Centrierte Fädenstruktur 106
Centrifugalkraft 203.
Centralnervensystem 294.
Centrosoma siehe Centralkörperchen.
Ceratium tripos, Kerne von 70.
Cerebrin 33.
Cerviden 309.
Chemischer Apparat 179.
Chemische Qualitäten 203.
Chemische Zusammensetzung des Protoplasmas 32.
Chemosen 16, 185.
Chemotacticum 142.
Chemotaktische Fernwirkungen 212.
Chemotaxis 135, 142.
Chemotropismus 153, 154.
Chironomus 70.
Chlorophyllkörner 32, 146.
Chloroplasten 146.
Cholera 14.
Cholesterin 33, 188.
Cholsäure 36.
Chondrin 148.
Chordazellen 62.
Chromatin 66, 67, 167.
Chromatinfäden 83.
Chromatinkörner 66, 83.
Chromatische Schleifen 81, 82, 83.
Chromatophoren 60.
Chromoplasten 146.
Chromosomen 80, 81, 159.
Cölenteraten 171
Cohnheim'sche Felderung 216.

Collagene Fibrillen 215.
Conjugation 158.
Cretinismus 310.
Crusta 148.
Ctenophoren 209.
Cuticula 148.
Cutis 283, 287.
Cylinderepithelzellen 123, 201, 215, 283.
Cyterme 135.
Cytochorismus 135.
Cytolisthesis 135.
Cytotaxis 135, 290.
Cytotropismus 133, 135—142.

D.

Darmepithelien 290.
Dauerfähigkeit 227.
Defektversuche 294.
Degeneration der Zelle 79.
Delphin 240, 266.
Dendriten 219.
Depigmentation 298.
Dermoidcyste 253.
Desmophilie 223.
Desmotropismus 233.
Determinanten 175.
Diagramme elektrischer Kraftlinien 90.
Diatomeen 127.
Differenzierung der Zellarten 212.
Diffusionszonen 154.
Dimensionen 229.
Direkte Entwickelung 202, 210
Dirigierende Kräfte 178.
Dominanten 178, 222, 308.
Doppelblastula 289.
Doppellinsen 301.
Doppelstern 83.
Doppeltiere 290.
Dotter 161.
Dotterplättchen 84, 145.
Dotterzellen 290.
Drehung der Tochterzellen 104, 124.
Drosera rotundifolia 153.
Druckaufnahme 253.
Druckfestigkeit 40.
Druckkräfte 245.
Druckkurven 239, 246.
Druckpolster 279.
Druckseile 249.
Druckspannungen 245.
Drucksphäre 251.
Drucksystem 252.
Drucktrajektorien 95.
Druckwiderstand 249, 252.
Druckwirkungen auf die Knochen 253, 255.
Durchbrechung, scheinbare der physikalischen Gesetze 256.
Durchtrittsstellen 255.
Dynamisches Prinzip 182.
Dynamisch-teleologische Vorgänge 307.
Dynamische Übertragung 177.

E.

Eiachse 168, 197, 202.
Echinus 173, 209.
Eidotter 161.
Eikern 165.
Einheit des Organismus 283.
Einfluss der Funktion 252.
Einstülpung 192.
Eintrittsstelle der Spermie 168.
Einwände gegen das Spannungsgesetz 113.
Eireifung 161.
Eiterkörperchen 33.
Eiweiss 32, 35, 1188.
Eiweisskrystalloide 145.
Eiweissstoffe 33, 35.
Eiweisssynthese 190.
Eizelle 160.
Ektoplasma 67, 128, 296.
Elastin 148.
Elastische Spannung 110.
Elastizitätsgrenze 248.
Elementare Ableitung der Trajektorien 250.
Elementarorganisator 30.
Elementarorganismen 25, 30, 39.
Energie 16, 180, 184, 189.
Energide 212.
Energieformen 18.
Energiewechsel 179, 180.
Endoplasma 67, 29.
Endothelien der Blutkapillaren 86.
Endursachen 23.
Entgegenstreckung der Zellen 139.
Entlastungsverkürzungen 114.
Entoplasma 67, 129.
Entstehung zweckmässiger Strukturen 228.
Entwickelung 158, 160, 193.

Entwickelungsarten 163.
Entwickelungsfähigkeit 156.
Entwickelungsmechanik 192.
Entwickelungsperioden 163.
Epigenesis 177, 193.
Epidermis 283.
Epidermiszellen 289, 290.
Epithelzellen 295, 299.
Epitheliophilie 223.
Erbgleiche und erbungleiche Teilung 175.
Erbmasse 173.
Erdmagnetismus 204.
Erkenntnistheorie 1.
Ernährung, Einfluss der 293, 298.
Ernährungsplasma 172.
Erythroblasten 311.
Erregungsperiode 296.
Evolution 177, 193.
Expansionsphasen 86.
Exstirpation der Schilddrüse 310.

F.

Fadengerüst 45.
Faktor der Vererbung 252.
Farbstoffreaktionen auf Eiweiss 33.
Fascienfasern 232.
Faserkörbe 218.
Fehlen des Gehirns 289.
Fehlen des Herzens 289.
Fehlen des langen Bicepskopfes 255.
Fehlen der Linse 303.
Fehlen der normalen Nachbarschaft 208.
Felderung 42.
Festigkeitskoeffizienten der Compacta 261.
Festigkeit, zusammengesetzte 258.
Fette 33, 188.
Fetttröpfchen 62.
Fettzellen 62.
Fibrillen 43, 52, 216, 218, 281.
Fibrillierung 56.
Filarmasse 45.
Fingerförmige Plasmafortsätze 133.
Flamme 187, 188.
Flammenbild 194.
Flossenflügel 267, 278.
Flossenstil 267.
Flossenwirbel 267.
Forellenei 162.
Formative Thätigkeit 145.
Formelemente 47.
Form, innere, der Zelle 109.
Formen der Zellenleiber 59.
Formen der Zellkerne 63.
Fortbewegung der Amöbe 129.
Fortpflanzung 158.
Fortpflanzungsdominanten 183.
Fragmentierte Kerne 63, 78.
Framboisia 223.
Froschei 196.
Fundamentale Naturkräfte 9.
Funktion der Delphinflosse 271.
Funktion des Zellkernes 98.
Funktionelle Anpassung 227.
Funktionelle Anpassung des Bindegewebes 231.
Funktionelle Anpassung des Centralorgans 228, 230.
Funktionelle Anpassung der Epidermis 230.
Funktionelle Anpassung des Gelenkknorpels 231
Funktionelle Anpassung der glatten Muskeln 229.
Funktionelle Anpassung der Gefässe 233.
Funktionelle Anpassung der Skeletmuskeln 231.
Funktionelle Anpassung der Skeletteile 235.
Funktionelle Gestalt der Knochen 236, 250, 256.
Funktionelle Orthopädie 252.
Funktionelle Reize 96, 157, 228.
Funktionelle Struktur des Bindegewebes 40.
Funktionelle Struktur der Knochen 236, 250.
Funktionelle Struktur der Epidermis 283.
Funktionelle Transplantation 287.
Funktionelle Verwachsung 292.
Funktionelle Wechselwirkung der Organe 295.
Funktionsgelegenheit 229.
Funktionsloser Anhang 250.
Furchenkopfattraktionscentren 105.
Furchenkopf der Zellteilung 105.
Furchungsachse 202.
Furchungsebenen 196.
Furchungskerne 295.
Furchungskugeln 28.
Furchungsstadien 80.
Furchungszellen 135.

G.

Galle 36.
Gallertgewebe 225.
Ganglienzellen 170.
Gebogenes Fasersystem 268.
Gedächtnisbilder 222.
Gegenpolfeld 81.
Gehirn 289.
Gehirnvereinigung 291.
Gelatinierte Lösung 36.
Gemeinschaft des Blutes 292.
Gemeinschaft des Stoffwechsels 292.
Gemischte Differenzierung 194.
Generatio spontanea 188.
Geotropismus 153.
Gerüstlehre 40.
Gerüststruktur 45.
Gerüstwerk des Zellkernes 67.
Geschlechtsdrüse 308.
Geschlechtsdrüsenerkrankung 309.
Geschlechtsdifferenzierung 173.
Geschlechtskern 79.
Geschlechtszellen 158.
Gesetz der Erhaltung der Kraft (Energie) 18.
Gestaltende Thätigkeit 143.
Glatte Muskeln 229.
Gleichgewicht 132.
Gleichgewichtsfläche 92, 97.
Gleichgewichtslage 97.
Gleitbewegung der Körnchen im Protoplasma 55.
Glitschbewegung 127.
Glutin 148.
Glykogen 32.
Granula 47, 60.
Graphische Statik 237.
Grenzschicht der Zelle 67.
Grösse der Kerne 64.
Grösse der Zellenleiber 59.
Gromia oviformis 126.
Grossmutter 171.
Grossvater 171.
Grundarten der Beanspruchung 246.
Grundgesetze der funktionellen Anpassung 229.
Gürtelzone 85.
Gummibalken 248.
Gummimodelle zur Darstellung der Trajektorien 241—248.
Gummiwürfel 246.
Gusseisen 261.

H.

Hähne 309.
Hämodynamische Anpassung 233.
Hämoglobine 35, 311.
Hämatoxylin als Kernfärbemittel 65.
Hahnenfedrigkeit 309.
Halbbildungen 205.
Halbierung der Kernmasse 101.
Handteller 353.
Handwurzelknochen 253.
Harnblase 287.
Harze 33.
Hauptbeanspruchung 247.
Hauptdifferenzierungsgebilde 212.
Hauptebenen des Embryos 196.
Hauptkern 79.
Hauptlarve 293.
Hauptnucleolus 70.
Hauptrichtungen des Embryos 197.
Hauptwurzel 185.
Heilungsvermögen 289.
Heliotropismus 153.
Hemiembryo anterior 206.
Hemiembryo lateralis 205.
Hemmungswellen 272.
Hennen 309.
Herabminderung der Oberflächenspannung 129.
Hermaphroditen 309.
Heuristischer Wert des Spannungsgesetzes 125.
Hilfsbegriff 13.
Hilfskonstruktion 217.
Hornhautkörperchen 225.
Hornhautschicht 284.
Hornschicht 284.
Hubhöhe 229.
Hufeisenform der Kerne 63.
Hyaloplasma 51.
Hydra 288.
Hydraulische Presse 232.
Hyperplasie 229.
Hypertrophie 229.
Hyperthyreoidismus 310.

I.

Janusartige Vereinigung 293.
Id 175.
Identität der Länge der organischen Radien 111.
Idioplasma 172, 308.
Idioplasson 39, 210.
Idioplasten 174.
Inaktivitätsatrophie 230, 236.
Indirekte Entwickelung 207.
Individualität der Zellen 138.
Individuen 294.
Individuelle Entwickelung 194.
Induktionslinien 95.
Infusorien 158.
Inotagmenreihe 216.
Instinkt 221, 222, 282.
Intelligente Kräfte 181, 184.
Intelligenz 24, 180, 184, 191, 222.
Intercellularsubstanzen 148, 214, 215.
Interfilarmasse 45.
Intergranularsubstanz 48.
Intracelluläre Entstehung der Bindegewebsfibrillen 214.
Jodverbindung in der Schilddrüse 310.
Jodcyan, Wirkung auf die Blutbildung 311.
Irritabilität 148.
Isolierte Kerne 296.
Isoplassonten 39.

K.

Kalk 33.
Kaltblüter 298.
Kampforgane der Cerviden 309.
Karbolsäurelösung 167.
Karmin als Kernfärbemittel 65.
Kartenblätter als Modell 270.
Karyomikrosomen 174.
Katastrophe des Materialismus 191.
Kausalbegriff 14.
Kausalbeziehungen 13.
Kausale Erklärung 14.
Kausalität 282.
Kehlkopf des Mannes 308.
Keimbläschen 26.
Keimchen 175.
Keimkörper 175.
Keimplasma 175, 235.
Keimschicht 225, 285, 295.
Keimzellen 77, 183.
Kelchblattstoff 174.
Kerne der Ganglienzellen 65.
Kernfärbung 66.
Kernkörperchen 70.
Kernlose Zellstücke 296.
Kernmembran 67, 68, 81, 169.
Kernraum 81.
Kernsaft, siehe Kernzwischensubstanz.
Kernsegmente 81.
Kernsubstanz 65.
Kernteilung 78, 79.
Kernteilungsrichtung 169, 201.
Kerntheorie der Vererbung 172, 173.
Kernverschmelzung 158.
Kernzwischensubstanz 66, 68, 81, 86, 169, 170.
Kittsubstanz 226.
Knäuel 81.
Knäueldrüsen 215.
Kniegelenksankylose 241.
Knochenbälkchen 237.
Knochenentwickelung, Störung der 310.
Knochenkörperchen 225.
Knochenleisten 254.
Knochenmark bei Aderlässen 310.
Knochenprothese 254.
Knochenrelief 224.
Knochenrinnen 254.
Knochenröhrchen 238.
Knochenstruktur 95.
Knochenzellen 238.
Knorpel 215.
Knorpelzellen 225.
Körnchen 39, 47, 54.
Kohlenhydrate 32, 35, 188.
Kombination von Stoss- und Schlagbewegung 271.
Komplex physikalischer Kräfte 307.
Komplexe Bildungen 38.
Komposition 290.
Kompressarium 36.
Koncentrationsdifferenzen 154.
Konfiguration 16, 17, 37.
Kontinuität des Keimplasmas 235.
Kontraktionsphasen 86.
Kontraktile Moleküle 216.
Kopulationsbahn 198.
Kopulationsmeridian 169.
Kopulationsrichtung 169, 198.

Kopf der Spermie 159.
Korrelationen 308.
Kräftecentrum 92.
Kräfte zweiter Hand 178, 179.
Kraft 17.
Kraft der Vererbung 171.
Kraftlinie 90, 95.
Krahn 239, 240.
Kropfexstirpation 310.
Krümmungswelle 271.
Krystalle 304.
Kürbis 53.
Kugelschale 92.
Künstliche Herstellung von Eiweiss 190.
Künstlich lokalisierte Befruchtung 198.
Künstliche Sphären 76.
Kunstprodukte 48.
Kurzfasriges System 268.
Kurzstrahlen 217.

L.

Labiles Gleichgewicht 152.
Laboratorium 188.
Längsteilung der Chromosomen 83, 169.
Lageeigenschaften der Zellen 212.
Lagerungsbeziehungen 197.
Lageveränderungen der Zellkerne 98.
Laichperiode 205.
Laichung, verzögerte 142.
Lamellensystem 169, 276.
Langstrahlen 217.
Lanthaningranula 63, 67.
Laubblattstoff 174.
Lebenseigenschaften der Zelle 77.
Lebenskraft 32, 307.
Lebensstoff 32.
Leber, Regeneration der 306.
Leberanlage 292.
Leberzellen 71.
Lecithin 32, 33, 35, 188.
Leim 40.
Leitstrahlen 83.
Leuchtgas 17.
Leukocyten 44, 61, 78, 107, 126, 127.
Leukoplasten 146.
Lichtung der Blutgefässe 233.
Linin 67, 83.
Linsenbläschen 299.
Linsenfasern 299.
Linsenregeneration 298—302.
Lokalisation der Entwickelungsursachen 204.
Lochkerne 63.
Lokomotionsorgane 271.
Lösung des epithelialen Verbandes 223.
Lymphdrüsen 223, 230.
Lymphzellen 61.

M.

Männliche Geschlechtszelle 158.
Magendrüsen 183.
Mangelhafte Ausbildung der Sexualcharaktere 309.
Mannigfaltigkeit 193.
Markhöhle, Entstehung der 237.
Markteil der Zelle 51, 67, 212.
Markzone, siehe Markteil.
Massenbewegungen des Protoplasmas 55.
Massensonderung 99.
Maschineller Apparat 188.
Maschinen 18, 23, 151, 152.
Maschinenstruktur 213, 220.
Maschinentheorie 179.
Material, beschränkt widerstandsfähiges 273.
Materialersparnis 273.
Materialismus 191.
Materie 16.
Materielle Übertragung 174.
Maximalbildung des Organismus 238.
Maximalleistung der Knochen 239.
Maus 168, 169.
Mechanik 10.
Mechanik der Mitose 84.
Mechanische Arbeit 180.
Mechanische Beanspruchung des Schienbeins 256.
Mechanische Erklärung 252.
Mechanische Selbsterzeugung von Trajektorien 243.
Mechanismen der Selbstregulation 211.
Medianebene des Embryos 198.
Medullarrohr 292.
Membran 29.
Membranwachstum 105.
Meridianebene 168.
Meridionale Zellreihen der Linse 300.
Mesophase 82, 89.

Metakarpalknochen 239.
Metamorphose 156, 193, 290, 293.
Metastruktur 38, 39, 40, 194, 212, 214.
Metatarsophalangealgelenk 253.
Micellen 174.
Mikrocentrum 105, 109, 163.
Mikromeren 104.
Mikropyle 166.
Mikrosomen 39, 47, 50.
Mikrosomenstrala 108.
Milchdrüse 215.
Minimum-Maximumprinzip 95, 273, 279.
Minimum von Material 236, 273.
Missbildungen 205.
Mitom 45, 280.
Mitose 78, 79, 96, 114, 115.
Mitotischer Druck 86, 88.
Mittel, als kausales Mittelglied des Zweckbegriffes 282.
Mitteldarm 293.
Mittelfussknochen 253.
Mittelstück der Spermie 159.
Modellierungsmethode 245.
Modell zur Wirkung des Spannungsgesetzes 118, 119.
Moleküle 16.
Molekulare Teilung 99.
Moment der äusseren Kraft 263.
Moneren 62.
Montierung 187.
Morphoplasma 51.
Mosaikarbeit 206, 289.
Mucin 148.
Multipolare Mitosen 96.
Muskelfibrillen 43, 216.
Muskelgewebe 216.
Muskelmetameren 293.
Muskelspannungen 256.
Muskelsäulchen 43.
Musculus quadriceps 252.
Mutterfäden des Chromatins 103.
Mutterkörner der Chromosomen 99.
Myophilie 224.
Myxödem 310.

N.

Nachbarschaft, normale 289.
Nachbarschaftswirkungen 208, 212.
Nachweis der funktionellen Gestalt des Schienbeins 256.
Nahrungsdotter 197.
Naturauffassung 308.
Naturgesetze 5.
Nebencentralkörperchen 71.
Nebenkeimplasma 176.
Nebenlarve 293.
Nebennucleoli 70.
Nebenschilddrüsen 310.
Negritos 265.
Nervenfibrillen 218.
Nervenzellen 217.
Nestbau 183.
Netzknoten 67.
Netzwerk der Muskelfasern 216.
Netzwerk der Nervenzellen 219.
Neurodesmophilie 224.
Neuroepitheliophilie 224.
Neuroglia 217.
Neurogliafibrillen 218.
Neuromyophilie 224.
Neurontheorie 219.
Neuroplasma 219.
Neutrale Achse 90, 92, 93, 247.
Nivus formativus 178.
Niveauflächen 275.
Niveaulinien 272, 275.
Normalspannung 246.
Nuclein 32, 33, 35, 66.
Nucleinsäuren 33, 35, 66.
Nucleoli 66.
Nucleus 62.
Nuclens pulposus 232.

O.

Oberschenkel 240.
Oberflächenentwickelung 49.
Oberflächenspannung der Zelle 137.
Oberflächenvergrösserung 129.
Oberflächenspannung 129.
Oberkräfte 178, 222.
Ödemotingranula (quellbare Substanz des Kerns) 67.
Ontogenese 176.
Orduende Impulse 190.
Organisation 37.
Organische Radien 111.
Organische Substanz 37.

Orthopädie, funktionelle 252.
Ospisiforme 253.
Ossein 148.
Osteoblasten 237.
Osteoklasten 257.
Ovarien, Erkrankung der 309.
Ovogenese 160.
Ovogonie 161.
Ovum 158.

P.

Pangene 39, 175.
Parablast 213.
Paradiesapfel 287.
Paramitom 45.
Paraplastische Bildungen 47, 52, 212.
Partialursachen 11.
Patella 252, 253.
Pathologische Regeneration 295, 297.
Pellicola 147.
Pendeluhr 180.
Penetrationsbahn 168, 199.
Pepsin 32.
Perforationsapparat 159.
Perimysium internum 232.
Perioden der Entwickelung 158, 295.
Personalauslese 279.
Personen 294.
Pferdespulwurm 80.
Pigmentkörner 60, 147, 214.
Pigmentstrasse 168
Phasen der Kernteilung 81.
Phosphorprodukte 189.
Phosphorproteine 32.
Phosphorsaure Salze 33.
Physikalische Unmöglichkeit 256
Physiologische Regeneration 295, 297.
Physiologische Verwachsung 292.
Plasmazellen 214.
Plasmaprodukte 147.
Plasmastrahlungen 85, 89.
Plasomen 39.
Plastin 32, 33.
Plattenepithel 295.
Platyknemie 265, 266.
Polare Wirkungsweise 154.
Polarität 292.
Polfeld 81.
Polkörperchen 71.
Polstrahlung 44.
Polymorphie des Protoplasmas 53.
Polymorphe Kerne 63.
Polypen 288.
Postgeneration 207, 209, 286, 295.
Prägung der Knochenform 255.
Primärer Druck und Zug 249.
Primitivfasern 40.
Primitivfibrillen 270.
Prinzip der Richtung 19.
Prinzip der Selbstdifferenzierung 202.
Primordialkranium 294.
Proportionalität, Fehlen der 150.
Propulsion 271.
Protamin 33.
Proteinsubstanzen 33.
Protoblast 212.
Protoplasma 29, 31, 34, 37, 53, 77.
Protoplasmabewegung 55.
Protoplasmabrücken 159.
Protoplasmafarbstoffe 66.
Protoplasmafasern der Epidermis 284.
Protoplasmagranula 67.
Protoplasmanetz 281.
Protoplasmaprodukte 39.
Protoplasmastrukturen 47.
Protoplasmaverbindungen 224.
Protoplasmaverdichtung 105, 128.
Protozoen 158.
Pseudopodienbildung 61, 127, 132, 140.
Pseudowabige Struktur 51.
Pupillarrand 298.

Q.

Qualität, spezifische 281.
Qualitäten des Kerns 100.
Qualitätenteilung 100.
Qualitative Halbierung des Kerns 101, 211.
Qualitativ gleiche und ungleiche Teilung 100, 211.
Querschnitte des Schienbeins 260.
Querschnitt, Form des 258.
Querschnitte gleicher Festigkeit 261.
Querschnittsprofil 261.
Querverbindungen der Fibrillen 217.
Quitte 287.

R.

Radiäres Fasersystem 269.
Radiäre Lamellen der Linse 300.

Radiärstrahlen 44.
Redius des Delphins 236, 240.
Rana esculenta 197, 209, 290.
Rana fusca 202.
Rasseneigentümlichkeiten 171.
Raum 6.
Reaktionsketten 155.
Reduktion des Chromatins 162, 189.
Reduktionsteilung 161, 162, 173.
Reduzierende Substanzen 189.
Regeneration 156, 207, 209, 286, 296, 297, 304.
Regenerationskraft der Extremitäten 297.
Regentropfen 153.
Regenwürmer, Verwachsung von 288.
Regulationsmechanismen 187, 211.
Regulationsvorgänge 286.
Reihenfolge der Regeneration der Gewebe 297.
Reiz 96.
Reizbarkeit 148, 151.
Reizcentralisation 234.
Reizfortpflanzung 149.
Reizleben, funktionelles 158.
Reizleitung 149.
Reliefunterschiede 194.
Reserveidioplasson 210.
Reste der Wachstumsperiode beim Knochen 236.
Rhizopoden 126.
Richtung 16, 19.
Richtung der Energie 144.
Richtungskörperchen 161.
Richtung stärkster Beanspruchung 232, 236.
Riesenzellen 64, 78.
Rindenteil der Zelle 67.
Rindenzone siehe Rindenteil.
Ringkerne 63.
Röhrenförmige Organe 289.
Rohrleitung, vollkommenste 233.
Rote Blutkörperchen 213.
Rückenmark 289.
Rückstoss 271.

S.

Säbelbeine 266.
Salmonidenkeim 130.
Sameneintrittsmeridian 169.
Samenkörperchen 33.
Samenzellen 69.
Sarkode 29.
Sarkom 253.
Sarkoplasma 216.
Sauerstoff 154, 189, 204.
Schaumlamellen 57.
Schaumstruktur 48, 56.
Scheerkräfte 246.
Scheerkurven 246.
Scheerspannung 246.
Schema des Aufbaues der Zelle 67.
Schiebungsebenen 246.
Schienbein, normales 260.
Schienbein, platyknemisches 265.
Schilddrüse 310.
Schlagbewegung 271, 272.
Schleifen, chromatische des Kerns 81.
Schleimpilze 61.
Schmiedeeisen 261.
Schnittfläche, Einfluss auf die Regeneration 298.
Schrumpfung 287.
Schubkräfte 246.
Schwanzflosse des Delphins 266—283.
Schwanzflosse der Fische 267.
Schwerkraft 185, 195, 202.
Schwimmfunktion 271.
Sekretkapillaren 48.
Sekretion der Drüsen 215.
See·gel 173, 288.
Seelische Eigenschaften des Idioplasma 308.
Seelische Funktion 307.
Seerose 177.
Sehnen 40, 229, 286.
Sehnenfasern 232.
Sehnengewebe 40.
Seltenflächen der Epithelien 208.
Selbstassimilation 38.
Selbstausscheidung 38.
Selbstbewegung 38, 187.
Selbstkopulation 167.
Selbstdifferenzierung 158, 195, 202, 294.
Selbsterhaltung 38, 187.
Selbstgestaltung 38, 135.
Selbstregulation des Ganzen 234.
Selbstregulierung 38, 180, 211, 307.
Selbstteilung 38, 187.
Selbstzweck 21.

Sesambeine 253.
Skelett 235.
Skelettmuskeln 230.
Skepticismus 2.
Sonderungsrichtung 200.
Sonnentau 153.
Spaltalgen 158.
Spaltpilze 158.
Spannung der Protoplasmafäden 111.
Spannungsausgleich 118.
Spannungsenergie 17.
Spannungsgesetz 105—111.
Spannungstrajektorien 280, 286.
Spezifische Struktur 38.
Spezifische Struktur der Zelle 149.
Speicheldrüsenkerne 70.
Spermakern 163.
Spermatocyten 160.
Spermatogonien 160.
Spermatozoen siehe Spermien.
Spermatide 160.
Spermien 69, 158, 160.
Sphäre 71, 160.
Sphärechinus granularis 173.
Spiess, der Spermie 159.
Spinalganglienzellen 74.
Spindel 85.
Spindeleinstellung 117.
Spongioplasma 51.
Spongiosa der Knochen 95.
Spongiosastruktur 238, 239, 240.
Sprengring 117.
Sprossung 158.
Stärkebildner 146.
Staphylococcus pyogenes albus 195.
Starker Druck, Wirkung des 253.
Statik 237.
Statische Funktion der Knochen 236.
Stereometrische Grundform der Zelle 59.
Sternfigur 83.
Stimmungen des Idioplasma 308.
Stoffgemenge des Protoplasmas 34.
Stoffwechselorgan 310.
Stossbewegung 271, 272.
Strahlenkugel 85.
Strangform des Kernes 63.
Strebefertigkeit 256.
Streckungswelle 271.
Strickleiterstruktur der Muskelfaser 216.
Struktur der Leukocyten 106.
Struktur des Trommelfelles 232.
Struktur des Zellkernes 64.
Strukturelemente des Knochens 238.
Strukturerscheinungen des lebenden Protoplasmas 56.
Stützsubstanzen 214.
Stützsysten 243, 252.
Stützzellen der Retina 218.
Substanz des Zellkernes 64.
Sulcus bicipitalis 255.
Summierung der Erbmasse 173.
Superregeneration 297.
Symbiose 293.
Symbol 13, 17, 186.
Symmetriefläche 93.
Synthese 192.
Synthese der Eiweissstoffe 181.
Synthese des Harnstoffes 191.

T.

Talgdrüsen 215
Taschenuhr 177.
Teilbildungen von Froschlarven 289.
Teilungsperiode 163.
Teilungsrichtung 200.
Teleologie 23, 307.
Teleologische Mechanik 185.
Telophase 118.
Temperatur 204, Einfluss auf die Regeneration 298.
Tempo der Differenzierung und des Wachstums 292.
Testikelverletzung, Wirkung auf die Geweihbildung 309.
Theorie der Biogenesis 176.
Theorie der Insertionsmittelpunkte 110.
Theorie der materiellen Herrschaft der Centralkörperchen 110.
Theorie der Ontogenese 176.
Theorien der Regeneration 303.
Thyrojodin 310.
Tochterfäden 103.
Tochterkammer der Chromosomen 99.
Tochtermikrocentrum 115.
Tochterzellen 175.
Toluydendiamin 311.
Torsion 247, 257.
Totalursache 11.
Träger für Guss- und Schmiedeeisen 262.

Träger der Vererbung 172.
Tragfähigkeit 250.
Trajektorien 90, 95, 239, 240, 243.
Trajektorielle, statische Konstruktion 247.
Transformation der Knochen 239.
Transplantation der Knochen 287.
Tripolare Mitosen 96.
Triton 298
Trommelfell 232.
Trophoblasten 60, 146.
Trophischer Einfluss 253.
Trophische Wirkung der funktionellen Reize 228.
Tropismen 153.
Tuberculum majus 255.
Turgor der Zelle 86, 87.

U.

Überanstrengung 230.
Überbildung vom Rind 239.
Überkompensation 156.
Übergangsstufen der Postgeneration 208.
Überhäutung von Wunden 289.
Übertragungsrichtungen 246.
Übung 228
Uhrwerk 178.
Unbekannte Differenzierungsfähigkeit 306.
Unbewusste Intelligenz 220, 222.
Ungleichartige Organe, Verwachsung von 291.
Unterbindung des Ductus choledochus 306.
Unzweckmässige Regenerate 307.
Ureide 32.
Urgeschlechtszellen 161, 163.
Ursächliche Wirkung des Zweckes 307.
Ursache 11, 14.
Urzelle 188.
Urzeugung 186.

V.

Vegetativer Kern 79.
Veredelung 287.
Vererbung 171.
Vererbung der Gedächtnisbilder 222.
Vererbungsdominanten 183.
Vererbung, Einfluss auf die funktionelle Anpassung 215.
Vererbungsimpuls 179.
Verhornung 285.
Verlängerte Larven 293.
Verschiebung der Centralkörperchen 104.
Verschmelzung 158, 165, 170.
Verwachsungsversuche 210.
Vielkernige Zellen 65.
Vitalismus 32.
Vitalistischer Faktor 307.
Vollkommene Selbstdifferenzierung 204.
Vorbedingungen der Entwickelung 195.
Vorkerne, männliche und weibliche 173.

W.

Waben 25, 48, 217.
Wabenstruktur 48.
Wabentheorie 48.
Wachstumsdominanten 183.
Wachstumsimpuls 179.
Wachsen des Tiefendurchmessers 264.
Wärme 204.
Wahrscheinlichkeitsrechnung 190.
Wanderzellen 127, 214.
Wasserleitung, vollkommenste 233.
Wechsel der Konsistenz 273.
Wechselbeziehung zwischen Energie und Richtung 19.
Wechselwirkung 195, 308.
Weddas 266.
Weibliche Geschlechtszelle 158.
Wellenbewegung 271, 273.
Wesen der Befruchtung 171.
Wesen der Maschine 180.
Widerstände bei der Lokomotion 272.
Widerstandsfähigkeit, allseitige 273.
Widerstandsmoment des Querschnittes 258.
Wille, unbewusster 282.
Wirkung 11.
Wirkungsweisen 228.
Wirkungen des Spannungsgesetzes 114.
Wirkung und Gegenwirkung 150.
Wirkung des starken und des schwachen Druckes 253.
Würfel 190.
Würmer 171.
Wunder der konstruktiven Technik 273.
Wundfläche 290, 305.
Wundheilung 289.

Z.

Zahl der Chromosomen 81.
Zahl der Eizellen 163.

Zahl der Spermien 163.
Zeit 6.
Zeitliche Aufeinanderfolge der Regeneration 295.
Zellachsen 59, 109.
Zellbildungstheorie 63.
Zellbrücken 225.
Zelleinschüsse 60.
Zellen 25.
Zellenlehre 25.
Zellgranula 39.
Zellkern 26, 27, 62, 295.
Zellkörper 31.
Zellkomplexe 297.
Zellteile 31, 51.
Zelllücken 225.
Zellmembran 62.
Zellnäherung 139. 140, 141.
Zellenordnung 223.
Zellphänomen 158.
Zellsaft 48.
Zellschema 125.
Zellskelett 97.
Zellterritorim 148.
Zellteile 39.
Zellteilung 78, 104.
Zelltheorie 27.
Zelltargor 86—88
Zelltrennung 223.
Zellverbindungen 223, 225.
Zellwanderung 139.
Zielstrebigkeit 21.
Zucker 32.
Züchtung der Zelleigenschaften 188
Zufall 15, 191.
Zugbalken 252.
Zugfäden 89.
Zugfestigkeit 40.
Zugkurven 239, 246.
Zugsphäre 251.
Zugsystem 242, 252.
Zugtrajektorien 95, 246.
Zurückverwandlnng des Entwickelten 235.
Zweckbegriff 20, 23, 282.
Zweck der Befruchtung 171.
Zweckmässige Anpassung 307.
Zweckmässige Bildung 282.
Zweckmässige Konfiguration 181.
Zweckmässige Struktur 281.
Zweckmässigkeit der Organismen 283.
Zwischenkörperchen 104.
Zwischensubstanz des Kernes 66.
Zwischenwirbelscheiben 232.

Litteratur-Verzeichnis[1]).

E. Albrecht, Vorfragen der Biologie. Wiesbaden 1899.

Derselbe, Leben und lebende Substanz. Verhandl. d. 70. Versamml. deutscher Naturforscher u. Ärzte. 1898.

Altmann, Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen.

J. Arnold, Über Struktur und Architektur der Zellen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 52. 1898.

Derselbe, W. Flemming und die Mitomlehre. Anat. Anz. Bd. 16. 1898.

D. Barfurth, Regeneration und Involution aus Ergebnisse der Anat. u. Entwickelungsgesch. herausgegeben von Fr. Merkel und R. Bonnet Bd. I—IX.

Derselbe, Der Hunger als förderndes Prinzip in der Natur. Arch. f. mikrosk. Anatomie Bd. 29. 1887.

Derselbe, Über Zellbrücken glatter Muskelfasern. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 32.

Derselbe, Zelllücken und Zellbrücken im Uterusepithel. Anat. Hefte. 9. Bd. 1898

Derselbe, Versuche zur funktionellen Anpassung. Arch. f. mikroskop. Anat. 37. Bd. 1891.

Derselbe, Zur Regeneration der Gewebe. Arch. f. mikroskop. Anat. 37. Bd.

Derselbe, Die experimentelle Untersuchung über die Regeneration der Keimblätter bei den Amphibien. Anatom. Hefte I. Abt. H. 9 (3. Bd. H. 2).

Derselbe, Die experimentelle Regeneration überschüssiger Gliedmassen (Polydaktylie) bei den Amphibien. Arch. f. Entwickelungsmech. 1. Bd. 1894.

Derselbe, Sind die Extremitäten der Frösche regenerationsfähig? Arch. f. Entwickelungsmech. 1. Bd.

Derselbe, Über die experimentelle Herstellung der Cauda bifida bei den Amphibien. Arch. f. Entwickelungsmech. 9. Bd. 1899.

Derselbe, Eine Larve von Petromyzon Planeri mit drei Schwanzspitzen. Arch. f. Entwickelungsmech. 9. Bd. 1899.

K. E. v. Baer, Die Entwickelungsgeschichte der Tiere, Beobachtungen und Reflexionen. Königsberg 1898.

Derselbe, Über den Zweck in den Vorgängen der Natur. 1. Hälfte: Über Zweckmässigkeit der Zielstrebigkeit überhaupt. 2. Hälfte: Über Zielstrebigkeit in den organischen Körpern insbesondere. Studien aus dem Gebiete der Naturwissenschaften. St. Petersburg, 1873 u. 1876.

Balbiani, Sur la structure du noyau des cellules salivaires ches les larves de Chironomus. Zoologischer Anzeiger 1881.

Ballowitz, Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 32.

Derselbe, Fibrilläre Struktur und Kontraktilität. Pflügers Archiv. Bd. 46. 1889.

[1]) Von den bei der Bearbeitung herangezogenen, hier aufgeführten Quellenwerken sind diejenigen Schriften, aus denen einzelne Abbildungen entnommen sind, mit * bezeichnet.

Ballowitz, Über Ringkerne, ihre Entstehung und Vermehrung. Biol. Centralbl. Bd. 18.

Derselbe, Zur Kenntnis der Zellsphäre. Eine Zellstudie am Salpenepithel. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abteil. 1898.

Derselbe, Zur Kenntnis der Hornhautzellen des Menschen und der Wirbeltiere. Graefes Arch. f. Augenheilkunde. Bd. 49. 1899.

de Bary, Myxomyceten. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. 1859.

Baumann, Über den Jodgehalt der Schilddrüsen von Menschen und Tieren. Zeitschr. f physiol. Chemie. Bd. 32.

Derselbe, Über das Thyrojodin. Münchener med. Wochenschr. Nr. 14. 1896.

*G. Behrens, Die Reifung und Befruchtung des Forelleneies. Anat. Hefte. 10. Bd. 1898.

van Beneden, Recherches sur les Dicyémides. Bull. Acad. royale de Belgique. 1876

Derselbe, Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire. Vol. IV. 1883.

Derselbe u. Neyt, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'ascaride mégalocéphale. Leipzig 1887.

*Bergh, Vorlesungen über die Zelle. 1894.

Berthold, Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.

A. Bier, Über plastische Bildung tragfähiger Stümpfe nach Unterschenkelamputationen v. Langenbecks Arch. 1893. Bd. 46.

Bizzozero, Wachstum und Regeneration im Organismus. Wiener med. Blätter. Jahrg. 17.

Derselbe, Neue Untersuchungen über den Bau des Knochenmarks bei Vögeln. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 35. 1890.

*G. Born, Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. Leipzig 1897. Abdruck aus d. Arch. f. Entwickelungsmechanik.

Boveri, Zellstudien. Jenaische Zeitschrift 1887, 1888, 1890.

Derselbe, Über die Befruchtungs- und Entwickelungsfähigkeit kernloser Seeigeleier und über die Möglichkeit ihrer Bastardierung. Arch. f. Entwickelungsmechanik. Bd. 2. 1895.

Derselbe, Über den Anteil des Spermatozoons an der Teilung der Eier. Sitzungsber. der Gesellschaft f. Morphol. u. Physiologie in München. 1887.

Derselbe. Zur Physiologie der Kern- und Zellenteilung. Sitzungsber. d. Phys.-med. G. in Würzburg. 1896.

Derselbe, Über das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies nebst allgemeinen Bemerkungen über Centrosomen und Verwandtes. Verh. d. physikalisch-med. Gesellsch. zu Würzburg. N. F. Bd. 29. 1895.

Braus, Über Zellteilung und Wachstum des Tritoneies. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 22.

R. Brown, On the organs and mode of fecundation in orchideae and asclepiadeae. Transact. Linn. Soc. London 1833. Vol. XVI.

E. W. Brücke, Die Elementarorganismen. Wiener akad. Sitzungsber. 1861. XLIV. Abt. 2.

Bütschli, Einige Bemerkungen über gewisse Organisationsverhältnisse der sogenannten Cilioflagellaten und der Noctiluca. Morphol. Jahrbuch. Bd. X. 1885.

Derselbe, Über den Bau der Bakterien und verwandten Organismen. Leipzig 1890.

Derselbe, Über die Struktur des Protoplasmas. Verhandl. des Naturhist. Med. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. IV. 1889, 1890.

Derselbe, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. 1892.

Carnoy, Mehrere Abhandlungen in La cellule. Recueil de Cytologie et d'histologie générale.
Derselbe, La cytodiérèse chez les arthropodes Bd. I.
Derselbe, La vésicule germinative et les globules polaires chez divers nématodes.
Derselbe, Conférence donnée à la société belge de microscopie. Bd. III.
Derselbe et Lebrun, La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. La cellule. Tome 16. 1899.
L. Chabry, Embryologie normale et tératologique des ascidies. Théses présentées à la faculté des sciences de Paris. 1887.
C. Chun, Die Ctenophoren des Golfes von Neapel. Fauna u. Flora des Golfes von Neapel Bd. I. 1880.
Derselbe, Die Dissogenie, eine neue Form der geschlechtlichen Zeugung. Festschrift für Leuckart. 1892.
Cohnheim, Über den feineren Bau der quergestreiften Muskelfaser. Virchows Arch. Bd. 34. 1865.
Collucci, Sulla rigenerazione parziale dell' occhio nei Tritoni. Mem. Accad. Bologna I. I. 1891. Zoolog. Jahresber. f. 1891. S. 174.
Corti, Observazioni microsc. sulla Tremella e sulla circolazione del fluido in una pianta acquaiola. 1774.
Charles Darwin, Über die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl. 1859.
Derselbe, Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. 1868.
H. Driesch, Entwickelungsmechanische Studien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIII.
Derselbe, Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft. Leipzig 1893.
Derselbe, Analytische Theorie der organischen Entwickelung. Leipzig 1894.
Derselbe, Die Maschinentheorie des Lebens. Biol. Centralblatt 1896.
Derselbe, Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. Arch. f. Entwickelungsmechanik. Bd. V. 1897.
Derselbe, Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge. Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. VIII. 1899.
Derselbe, Von der Methode der Morphologie. Biolog. Centralbl. 1899.
Drüner, Studien über den Mechanismus der Zellteilung. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 29. 1894.
von Ebner, Die Chorda dorsalis der niederen Fische und die Entwickelung des fibrillären Bindegewebes. Zeitschr. f. w. Zoologie. 1896.
Derselbe, Über den feineren Bau der Knochensubstanz. Wiener Sitzungsber. d. math.-nat. Klasse Bd. LXXII. Abt. 3. 1877.
Derselbe, Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie organisierter Substanzen. Leipzig 1862.
P. Ehrlich, Farbenanalytische Untersuchungen zur Histologie und Klinik des Blutes. I. Teil. Berlin 1891.
R. v. Erlanger, Die neuesten Ansichten über die Zellteilung und ihre Mechanik. Zoolog. Centralbl. Bd. III. 1896.
Engelmann, Physiologie der Protoplasma- und Flimmerbewegung. Hermanns Handbuch der Physiologie. Bd. I.
Derselbe, Kontraktilität und Doppelbrechung. Arch. f. d. gesamte Physiologie. Bd. XI.
Derselbe, Über die Bewegungen der Oscillarien und Diatomeen. Pflügers Archiv Bd. XIX.

Engelmann, Über die Flimmerbewegung. Jenaische Zeitschr. f. Medizin u. Naturw. Bd. IV. 1868.

Derselbe, Über den faserigen Bau der kontraktilen Substanzen mit besonderer Berücksichtigung der glatten und doppelt schräggestreiften Muskelfasern. Pflügers Arch. Bd. 25. 1881.

Derselbe, Neue Untersuchungen über die mikroskopischen Vorgänge bei der Muskelkontraktion. Pflügers Arch. Bd. 18. 1878.

Derselbe, Über den Ursprung der Muskelkraft. Leipzig 1893.

R. Fick, Untersuchung über die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. 56. 1893.

Derselbe, Über die Form der Gelenkflächen. Arch. f. Anat. und Entwickelungsgesch. Anatom. Abt. 1890.

Derselbe, Bemerkungen zu M. Heidenhains Spannungsgesetz. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1897.

W. Flemming, Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung. Leipzig 1882.

Derselbe, Morphologie der Zelle. Ergebnisse der Anat. u. Entwickelungesch., herausgegeben von Fr. Merkel und R. Bonnet. X. Bd. I—VII.

Derselbe, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. I. u. II. T. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 29, 1887. Bd. 37, 1891.

Derselbe, Über Teilung und Kernformen d. Leukocyten u. über deren Attraktionssphären. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXXVII. 1891.

Derselbe, Amitotische Kernteilung im Blasenepithel des Salamanders. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 34.

Derselbe, Attraktionssphären und Centralkörper in Gewebszellen u. Wanderzellen. Anat. Anzeiger. 1891.

Derselbe, Zur Mechanik der Zellteilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46. 1895.

Derselbe, Über den Bau der Spinalganglien bei Säugetieren u. Bemerkungen über den der centralen Zellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46.

*Derselbe, Über die Struktur centraler Nervenzellen bei Wirbeltieren. Anat. Hefte Bd. 6. 1896.

Derselbe, Einfluss des Lichtes auf die Pigmentierung der Salamanderlarve. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48. 1896.

*Derselbe, Über Intercellularlücken des Epithels und ihren Inhalt. Anat. Hefte Bd. 6. 1896.

Derselbe, Über die Entwickelung der kollagenen Bindegewebsfibrillen bei Amphibien und Säugetieren. Arch. f. Anat u. Phys. Anat. Abt. 1897.

Derselbe, Zur Entwickelungsgeschichte der Bindegewebsfibrillen. Festschrift für Virchow; Internationale Beiträge zur wissenschaftlichen Medizin. Bd. I.

Derselbe, Eröffnungsrede der Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft 1899. Tübingen 1896. Anatomischer Anzeiger, Ergänzungsheft, Bd. XVI.

*A. Fischel, Über die Regeneration der Linse. Anatom. Hefte Bd. XIV. 1900.

Derselbe, Über Beeinflussung u. Entwickelung des Pigmentes. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 46.

Derselbe, Experimentelle Untersuchungen am Ctenophorenei. Arch. f. Entwickelungsmech. VI u. VII. 1897, 1898.

P. Fraisse, Die Regeneration von Organen und Geweben bei den Wirbeltieren, besonders bei Amphibien und Reptilien. Kassel u. Berlin 1895.

H. Fol, Sur les phénomènes intimes de la fécondation. Compt. rend. de l'Acad. de Paris. T. 84 et T. 85.

H. Fol, Die erste Entwickelung des Geryonideneies. Jenaische Zeitschr. Bd. VII. 1873.

C. Fromman, Untersuchungen über Struktur, Lebenserscheinungen und Reaktionen tierischer und pflanzlicher Zellen. Jena 1884.

A. Gallardo, Essai d'interprétation des figures karyokinétiques. Anal. del Museo Nacional de Buenos Airez. T. 5. 1896.

Derselbe, Multiplikation de las células. La carioquinesis. Qual. de la Socied. cientif. Argentina. T. 42. 1896.

J. v. Gerlach, Mikroskopische Studien aus dem Gebiete der menschlichen Morphologie.

Goebel, Organographie der Pflanzen 1.

C. Golgi, Untersuchungen über den feineren Bau des centralen und peripherischen Nervensystems. Deutsch von R. Teuscher, Jena.

Ernst Haeckel, Die Perigenesis der Plastidula. Berlin 1876.

Derselbe, Generelle Morphologie.

Derselbe, Anthropogenie oder Entwickelungsgeschichte des Menschen.

Derselbe, Zur Phylogenie der australischen Fauna.

Derselbe, Die natürliche Schöpfungsgeschichte.

E. v. Hartmann, Phylosophie des Unbewussten.

M. Heidenhain, Über Kern und Protoplasma. Festschrift für Koelliker.

Derselbe, Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern- und Zellprotoplasma. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43.

Derselbe u T. Cohn, Über die Mikrocentren in den Geweben des Vogelembryo, insbesondere über die Cylinderzellen und ihr Verhältnis zum Spannungsgesetz. Morph. Arbeiten Bd. 7.

Derselbe, Über die Mikrocentren mehrkerniger Riesenzellen, sowie über die Centralkörperfrage im allgemeinen. Ebenda.

*Derselbe, Neue Erläuterungen zum Spannungsgesetz der centrierten Systeme. Ebenda 1897.

Derselbe, Einiges über die sogenannten Protoplasmaströmungen. Sitzungsber. d. physik.-med. Gesellschaft. Würzburg 1898.

Derselbe, Schleiden, Schwann und die Gewebslehre. Sitzungsb. d. phys.-med. Gesellschaft. Würzburg 1899.

Derselbe, Beiträge zur Aufklärung des wahren Wesens der faserförmigen Differenzierungen. Anat. Anzeiger Bd. 16. 1899.

*Derselbe, Cytomechanische Studien. Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. I. 1895.

Derselbe, Über die Struktur der Darmepithelzellen. Arch. f. mikrosk. Anatomie Bd. 54. 1899.

*Derselbe, Struktur der kontraktilen Materie. Ergebnisse d. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. VIII. 1898.

v. Helmholtz, Physiologische Optik.

J. Henle, Allgemeine Anatomie. Leipzig 1841.

Henneguy, Nouvelles recherches sur la division indirecte des cellules. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. 1891.

V. Hensen, Über ein neues Strukturverhältnis der quergestreiften Muskelfaser. Arb. d. kieler physiol. Inst. 1868.

Derselbe, Nachträgliche Bemerkungen über die Struktur der quergestreiften Muskeln. Arb. d. Kieler physiol. Inst. 1869.

Derselbe, Die Grundlagen der Vererbung. Landwirtschaftl. Jahrb. 1885.

Oscar Hertwig, Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. Morph. Jahrb. Bd. I 1895. Bd. II 1877. Bd. IV. 1878.

Derselbe, Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jena 1884.

Derselbe, Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 36. 1890.

Derselbe, Urmund und Spina bifida. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 39. 1892.

Derselbe, Ältere und neuere Entwickelungstheorien. Berlin 1892.

Derselbe, Über den Wert der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 42.

Derselbe, Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft I. Präformation oder Epigenese. Jena 1894.

Derselbe, Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft II. Mechanik und Biologie. Jena 1897.

Derselbe, Die Zelle und die Gewebe. Grundzüge der allgemeinen Anatomie und Physiologie. I 1893 u. II 1898.

Richard Hertwig, Bemerkungen zur Organisation und systematischen Stellung der Foraminiferen. Jenaische Zeitschrift Bd. IV. 1876.

Derselbe, Beiträge zur einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876.

H. H. Hirsch, Über Amputationsstümpfe im allgemeinen und eine neue Amputationsmethode im besonderen. Kieler Inaug.-Diss. 1893/94. Nr. 42.

*Derselbe, Die mechanische Bedeutung der Schienbeinform. Mit besonderer Berücksichtigung der Platyknemie. Berlin 1895.

Derselbe, Über eine Beziehung zwischen dem Neigungswinkel des Schenkelhalses und dem Querschnitte des Schenkelbeinschaftes. Anat. Hefte Bd 11. 1899.

W. His, Die Theorien der geschlechtlichen Zeugung. Arch. f. Anthropologie Bd. IV u. V. 1871 u. 1872.

Derselbe, Untersuchungen über die Entwickelung von Knochenfischen, besonders über diejenige des Salmes. Zeitschrift f. Anat. u. Entwickelungsgesch. 1876. Bd. I.

Derselbe, Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entwickelung. Leipzig 1874.

Derselbe, Über Zellen und Syncytienbildung. Studien am Salmonidenkeim. Abh. d. k. S. G. d. W. Bd. 24. Mathemat. phys. Klasse. 1898.

Derselbe, Über den Keimhof oder Periblast der Selachier. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1897.

*Derselbe, Protoplasmastudien am Salmonidenkeim. Abt. d. k. S. d. W. math.-ph. Klasse. Bd. 25. 1899.

Derselbe, Über mechanische Grundvorgänge tierischer Formbildung. His Arch. 1894.

*Emil Holmgreen, Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen von Lophius piscatorius Lin. Anat. Hefte Bd. 12. 1899.

Robert Hooke, Mikrographia, or some physiological descriptions of minute bodies by magnifying glases. London 1665.

Hoppe-Seyler, Handbuch der physiologisch- und pathologisch-chemischen Analyse. 1893.

Huppert, Über die Erhaltung der Arteigenschaften. Prag 1896.

K. Hürthle, Arch. Physiol. Pflüger Bd. 56.

G. Joessel, Zeitschr. f. Anat. von His und Braune. 1877. Bd. II.

Kirchhoff, Vorlesungen über mathematische Physik. Leipzig 1876.

v. Koelliker, Bedeutung der Zellkerne für die Vorgänge der Vererbung. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie Bd. 42.

Derselbe, Das Karyoplasma und die Vererbung. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 44.

Derselbe, Erinnerungen aus meinem Leben. Leipzig 1899.

Korschelt, Über Kernstrukturen und Zellmembranen in den Spinndrüsen der Raupen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 47. 1896.

Derselbe, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. Zoolog. Jahrb. Bd. 4.

Kossel, Zur Chemie des Zellkerns. Zeitschr. f. physiol. Chemie von Hoppe-Seyler. 1882.

Derselbe, Untersuchungen über die Nukleine und ihre Spaltungsprodukte. Strassburg 1881.

Derselbe, Über die Nukleinsäure. Verhandl. d. Berl. physiol. Gesellsch., Arch. f. Anat. u. Physiol. von His u. du Bois-Reymond, Physiol. Abt. 1892.

Derselbe u. P. Schiefferdecker, Gewebelehre, mit besonderer Berücksichtigung des menschlichen Körpers. Braunschweig 1891.

v. Kostanecki, Über die Gestalt der Centrosomen im befruchteten Seeigelei. Anat. Hefte Bd. 7. 1896.

Derselbe u. M. v. Siedlecki, Über das Verhältnis der Centrosomen zum Protoplasma. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48. 1896.

Derselbe, Über die Mechanik der Zellleibsteilung bei der Mitose. Anz. d. Akad. d. Wiss. Krakau 1897.

Derselbe, Über die Bedeutung der Polstrahlung während der Mitose und ihr Verhältnis zur Teilung des Zellleibes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 49. 1897.

Krönig, Das Dasein Gottes und das Glück des Menschen, materialistisch-erfahrungsphilosophische Studien. 1874.

*Kromayer, Die Parenchymhaut und ihre Erkrankungen. Arch. f. Entwickelungsmechanik. Bd. 8. 1899.

v. Kupffer, Über Differenzierung des Protoplasma in den Zellen tierischer Gewebe. Schriften d. naturw. Vereins für Schleswig-Holstein. Bd. 1. 1875.

Derselbe, Die Entwickelung von Petromyzon Planeri. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 35.

Derselbe, Über Energiden und paraplastische Bildungen. Rektoratsrede, Univ München.

Derselbe, Eröffnungsrede der 10. Versammlung der anat. Gesellsch. in Berlin 1896. Anat. Anzeiger. Ergänzungsheft Bd. XII.

J. Lamarck, Zoologische Philosophie. 1809. Deutsche Übersetzung von Arnold Lang. 1876.

v. Lenhossék, Centrosom und Sphäre in den Spinalganglienzellen des Frosches. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46.

Fr. Leydig, Lehrbuch der Histologie. Frankfurt a. M. 1857.

Derselbe, Zelle und Gewebe. Bonn 1885.

Derselbe, Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Tiere. Bonn 1883.

Lotze, Der Mikrokosmos I.

Lubarsch, Über das Vorkommen krystallinischer u. krystalloider Bildungen in den Zellen des menschlichen Hodens. Virchows Archiv. Bd. 145. 1896.

Malphigi, Anatome plantarum. London 1686.

*Maxwell, Die Elektrizität in elementarer Behandlung, herausgegeben von W. Garnett, übersetzt von L. Grätz.

Meves, Über eine Art der Entstehung ringförmiger Kerne und die bei ihnen zu beobachtenden Gestalten und Lagen der Attraktionssphäre. Inaug.-Diss. Kiel.

Derselbe, Über die Entwickelung der männlichen Geschlechtszellen von Salam. maculosa. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48.

Derselbe, Über Struktur und Histogenese der Samenfäden von Salam. mac. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 50.

Derselbe, Über Centralkörper in männlichen Geschlechtszellen von Schmetterlingen. Anat. Anzeiger Bd. 14. 1897.

Derselbe, Über den Vorgang der Zelleinschnürung. Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. 5. 1897.

Derselbe, Über Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 54 1894.

Derselbe, Zellteilung Ergebnisse d. Anat. u. Entwickelungsgesch. 1897, 1898.

Derselbe, Über den Einfluss der Zellteilung auf den Sekretionsvorgang, nach Beobachtungen an der Niere der Salamanderlarve. Festschrift für v. Kupffer Jena 1891.

Meyen, Phytotomie. Berlin 1830.

A. Meyer, Die Plasmaverbindungen und die Membranen von Volvox globaton aureus und tertius, mit Rücksicht auf die tierischen Zellen. Botan. Zeitung 1896.

Hermann v. Meyer, Die Statik und Mechanik des menschlichen Knochengerüstes. Leipzig 1873.

Derselbe, Die Architektur der Spongiosa. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1867.

Miescher, Med.-chem. Untersuchungen, herausgegeben von Hoppe-Seyler. 1871. Heft IV.

Derselbe, Die Spermatozoen einiger Wirbeltiere. Verhandl. d. naturf. Gesellsch. in Basel. Bd. VI. 1874.

H. v. Mohl, Über die Vermehrung von Pflanzenzellen durch Teilung. Flora 1837.

Derselbe, Über die Saftbewegung im Innern der Zellen. Botanische Zeitung 1846.

Derselbe, Grundzüge der Anatomie und Physiologie der vegetabilischen Zellen. Wagners Handwörterbuch der Physiologie. 1851.

Morgan, The Production of Artificial Astrosphaeres. Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. III. 1896.

Derselbe, The action of the Salt-Solution on the infertilized and fertilized eggs of Arbacia and of other animals. Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. 8.

Derselbe, Regeneration in Allolophora foetida. Arch. f. Entwickelungsmech. V. 1897.

Derselbe, Experimental Studies of the Regeneration of Planaria maculata. Arch. f. Entwickelungsmech. VII. 1898.

Derselbe, Some Problems of Regeneration. Biolog. Lectures. Woods Holl. Boston 1899.

Derselbe, Further Experiments on the Regeneration of the Appendages of the Hermit Crale. Anat. Anzeiger XVII. 1900.

Derselbe, Formation of one Embryo from two Blastulae. Arch. f. Entwickelungsmech Bd. 2.

E. Müller, Über die Regeneration der Augenlinse nach Exstirpation derselben bei Tritonen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 47. 1896.

Nägeli, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München 1884.

Nägeli, Zellkern, Zellbildung und Zellenwachstum bei den Pflanzen. Schleidens und Nägelis Zeitschr. f. wissenschaftl. Botanik Bd. 2 u. 3.

Nernst, Zur Theorie der elektrischen Reizung. Nachr. d. k. Gesellsch. d. Wissensch. Göttingen. Math.-phys. Kl. 1899.

Neumann, Über die Entwickelung roter Blutkörperchen im neugebildeten Knochenmark. Virchows Arch. Bd. 119. 1890.

Derselbe, Hämatologische Studien. Virchows Arch. Bd. 143. 1896.

Nissl, Über die sogenannte Granula der Nervenzellen. Neurol. Centralbl. Nr. 19 bis 23.

Nussbaum, Die mit der Entwickelung fortschreitende Differenzierung der Zellen. Biol. Centralbl. 1896.

Derselbe, Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreich. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 18. 1880.

Derselbe, Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung und Vererbung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 41. 1893.

Oken, Lehrbuch der Naturphysiologie. 1809.

Orth, Arbeiten aus dem pathologischen Institut in Göttingen. 7. Bericht. Nachricht. d. k. G. d. W. Göttingen, mathemat.-phys. Kl. 1900.

W. Ostwald, Die Überwindung des wissenschaftlichen Materialismus. Verhandl. deutscher Naturforscher u. Ärzte zu Lübeck. 1895

Pfeffer, Über den Einfluss des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut. Bericht. d. math.-phys. Klasse d. k. S. G. d. W. Leipzig. 1896.

Derselbe, Über die niedrigste Ausprägung der lebendigen Individualität und das Lebensdifferential. Verh. d. naturw. V. in Hamburg. 1896.

Pflüger, Über die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen. Arch. f. Physiol. Bd. 10. 1875.

Derselbe, Über Wärme und Oxydation der lebendigen Materie. Pflügers Arch. Bd. 18. 1878.

Derselbe, Die teleologische Mechanik der lebendigen Natur. Pflügers Arch. Bd. 15. 1877.

Derselbe, Über die Einwirkung der Schwerkraft. Pflügers Arch. Bd. 31, 32, 34.

J. Plateau, Statike experimentale et théorique des liquides soumis aux seules forces moléculaires. Gaudet. Leipzig 1873.

Purkinje, Jahrbücher für wissenschaftliche Kritik. 1840.

Derselbe, Symbolae ad ovi avium historiam ante in cubationem. Lips. 1825.

G. Quincke, Über periodische Ausbreitung an Flüssigkeitsoberflächen und dadurch hervorgerufene Bewegungserscheinungen. Sitzungsb. d. Akad. d. W. zu Berlin. 1888.

Derselbe, Über periodische Ausbreitung an Flüssigkeitsoberflächen und dadurch hervorgerufene Bewegungserscheinungen. Annal. d. Phys. u. Chem. Bd. 35. 1888.

C. Rabl, Theorie des Mesoderms, I. Morph. Jahrb. Bd. 15. 1889.

*Derselbe, Über Bau und Entwickelung der Linse. I—III. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 63—67. 1898, 1899.

Derselbe, Über Zellteilung. Morph. Jahrb. Bd. 10. 1885.

Derselbe, Über Zellteilung. Anat. Anzeigen. Bd. 4.

Rauber, Elastizität und Festigkeit der Knochen. Leipzig. 1876.

Derselbe, Die Regeneration der Krystalle. Leipzig. 1895 u. 1896.

Derselbe, Atlas der Krystallregeneration. Dorpat. 1897—1898.

Johannes Reinke, Die Welt als That. Umrisse einer Weltansicht auf naturwissenschaftl. Grundlage. Berlin. 1899.

Derselbe, Gedanken über das Wesen der Organisation. Biol. Centralbl. Bd. 19.

Derselbe. Über Caulerpa. Ein Beitrag zur Biologie der Meeresorganismen. Kiel. 1899.

Derselbe und Rodewald, Studien über das Protoplasma. Untersuchungen aus dem botanischen Institut der Univ. Göttingen. Heft 2. 1881.

*Friedrich Reinke, Zellstudien. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 43 u. Bd. 44. 1894 u. 1895.

Derselbe, Untersuchungen über Befruchtung und Furchung des Eies der Echinodermen. Sitzungsb. d. k. A. d. Wissensch. zu Berlin. Bd. 30. 1895.

Derselbe, Beiträge zur Histologie des Menschen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 47 u Bd. 50.

Derselbe, Über direkte Kernteilungen und Kernschwund der menschlichen Leberzellen. Verh. d. anat. Gesellsch. Kiel. 1898.

*Derselbe, Über den mitotischen Druck. Arch. f. Entwickelungsmechanik. Bd. IX.

*Derselbe, Zum Beweis der trajektoriellen Natur der Plasmastrahlungen. Arch. f. Entwickelungsmechanik. Bd. IX.

Remak, Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbeltiere. Berlin 1850 bis 1855.

Rhumbler, Versuch einer mechanischen Erklärung der indirekten Zell- und Kernteilung. I. Teil. Die Cytokinese. Arch. f. Entwickelungsmechanik. Bd. 3. 1896.

Derselbe, Stemmen die Strahlen der Astrosphäre oder ziehen sie? Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. 4. 1897.

Derselbe, Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle I. Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. 7. 1898.

Derselbe, Die Mechanik der Zelldurchschnürung nach Meves und nach meiner Auffassung. Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. 7. 1898.

Derselbe, Die Furchung des Ctenophoreneies nach Ziegler und deren Mechanik. Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. 9. 1899.

Derselbe, Physikalische Analyse der Lebenserscheinungen der Zelle II. Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. 10. 1899.

Derselbe, Physikalische Analyse der Lebenserscheinungen der Zelle III. Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. 10. 1899.

Derselbe, Allgemeine Zellmechanik. Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte. Bd. VIII. 1898.

Ribbert, Über Rückbildung an Zellen und Geweben und über die Entstehung der Geschwülste. Bibliotheca medica. Abteilung C. Stuttgart. 1897.

Rörig, Welche Beziehungen bestehen zwischen den Reproduktionsorganen der Cerviden und der Geweihbildung derselben. Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. 8. 1899.

Rollet, Sitzungsberichte der Wiener Akademie. 1862.

*Wilhelm Roux, Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik der Organismen. Bd. 1 u. 2. Leipzig. 1895.

Derselbe, Über den „Cytotropismus“ der Furchungszellen des Grasfrosches (R. fusca). Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. 1. 1894—1895.

Derselbe, Über die Selbstordnung (Cytotaxis) sich „berührender“ Furchungszellen des Froscheies durch Zellenzusammenfügung, Zellentrennung und Zellengleiten. Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. 3. 1896.

Derselbe, Homotropismus und Allotropismus, Homophilie und ihre Unterarten. Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. 8. 1899.

Derselbe, Programm und Forschungsmethoden der Entwickelungsmechanik der Organismen. Auch „Für unser Programm und seine Verwirklichung", Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. 4. Leipzig. 1897.

Derselbe, Zu Hans Drieschs „Analyt. Theorie der organischen Entwickelung". Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. 4.

J. Rückert, Chromatinreduktion bei der Reifung der Sexualzellen. Ergebnisse der Anat. u. Entwickelungsgeschichte. Bd. III.

*J. v. Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1882.

Derselbe, Physiologische Notizen. II. Beiträge zur Zellentheorie. Flora. Bd. 75. 1892.

Derselbe, Physiologische Notizen. Weitere Betrachtungen über Energiden und Zellen. Flora. Bd. 81. 1895. Ergänzungsb. 2.

Derselbe, Stoff und Form der Pflanzenorgane. Flora. Bd. 78. 1894.

A. Schaper, Experimentelle Studien an Amphibienlarven. Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. VI. 1898.

F. Schenck, Physiologische Charakteristik der Zelle. Würzburg 1899.

Schleiden, Beiträge zur Phytogenesis. J. Müllers Arch. 1838.

Schloter, Der gegenwärtige Stand der Zellenlehre. Biol. Centr. Bd. 19. 1899.

Max Schultze, Über Muskelkörperchen und das, was man eine Zelle zu nennen habe. Arch. f. Anat. u. Physiol. von Reichert u. Du Bois-Reymond. 1861.

Derselbe, Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzelle.

O. Schultze, Über die unbedingte Abhängigkeit normaler tierischer Gestaltung von der Wirkung der Schwerkraft. Verhandl. d. 8. Vers. d. anat. Gesellsch. Strassburg. 1894.

Derselbe, Die künstliche Erzeugung von Doppelbildungen bei Froschlarven mit Hülfe abnormer Gravitationswirkung. Arch. f. Entwickelungsmech. I. 1894.

F. E. Schultze, Über die kutikularen.Bildungen und Verhornung von Epithelzellen bei den Wirbeltieren. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 5. 1869.

Derselbe, Zellmembran, Pellicula, Cuticula und Crusta. Verh. d. 10. anat. Gesellsch. Berlin. 1896.

Th. Schwann, Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und den Wachstum der Tiere und Pflanzen. Berlin. 1899.

*Schwendener, Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monocotylen. 1874.

J. Sobotta, Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 45. 1895.

Derselbe, Die Furchung des Wirbeltiereies. Ergebnisse d. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 6. 1897.

H. Spencer, Die Prinzipien der Biologie. Übers. von Vetter, Stuttgart. 1876.

Strassburger, Zellbildung und Zellteilung. Jena. 1876.

Derselbe, Studien über das Protoplasma. Jenaische Zeitschrift. Bd. X. 1876.

Derselbe, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena. 1884.

Derselbe, Über Kern- und Zellteilung im Pflanzenreich, nebst einem Anhang über Befruchtung. Jena. 1888.

H. Strasser, Regeneration und Entwickelung. Jena. 1899.

van der Stricht, Contribution à l'étude de la sphère attractive. Extrait des Bulletins de l'Académie royale de Belgique T. XXIII. 1892.

van der Stricht, Nouvelles recherches sur la genèse des globules rouges et des globules blancs du sang. Archive de Biologie. T. XII. 1892.

Derselbe, Les ovocentres et les spermocentres d'ovule de Thysanozoon Brocchi. Verh. d. anat. Gesellsch. Genf. 1897.

Tornier, Über Hyperdaktylie, Regeneration und Vererbung, mit Experimenten Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. 3 u. Bd. 4. 1896.

Derselbe, Über Operationsmethoden, welche sicher Hyperdaktylie erzeugen. Zool. Anzeiger. 1897.

Treviranus, Beiträge zur Aufklärung der Erscheinungen und Gesetze des organischen Lebens. Bremen. 1835—1837.

Trembley, Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre des Polypes d'eau douce à bras en forme de cornes. Leiden. 1744. IV. Mém.

Verworn, Allgemeine Physiologie. Jena. 1895.

R. Virchow, Gesammelte Abhandlungen.

Derselbe, Cellularpathologie.

Derselbe, Alter und neuer Vitalismus. Virchows Arch. Bd. 9.

Derselbe, Johannes Müller zum Gedächtnis. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 55. 1900.

Vöchting, Über Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen 1892.

Derselbe, Zur Physiologie der Knollengewächse. Leipzig. 1891.

de Vries, Intracellulare Pangenesis. Jena. 1889.

Waldeyer, Über Karyokinese und ihre Beziehungen zu den Befruchtungsvorgängen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 32. 1888.

Derselbe, Eröffnungsrede der Anatomen-Versammlung in Göttingen. 1893.

*Derselbe, Die neueren Ansichten über den Bau und das Wesen der Zelle. Deutsche Medizin. Wochenschr. 1895.

Derselbe, Befruchtung und Vererbung. Verh. d. G. D. Naturf. u. Ärzte. 1897.

Weigert, Beiträge zur Kenntnis der normalen menschlichen Neuroglia. Festschr. d. ärztl. Ver. in Frankfurt a. M. 1895.

A. Weismann, Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena. 1892.

Derselbe, Über die Vererbung. Jena. 1883.

Derselbe, Die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage der Theorie der Vererbung. Jena. 1885.

Derselbe, Zur Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften. Biol. Centralbl. 1886.

Derselbe, Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selektionstheorie. Jena. 1886.

Derselbe, Über die Zahl der Richtungskörperchen und über ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena. 1887.

Derselbe, Amphimixis oder: Die Vermischung der Individuen. Jena. 1891.

Derselbe, Die Allmacht der Naturzüchtung. Eine Erwiderung an Herbert Spencer. Jena. 1893.

Derselbe, Neue Gedanke zur Vererbungsfrage. Jena. 1895.

Derselbe, Über Germinalsektion. Eine Quelle bestimmt gerichteter Variationen. Jena. 1886.

Derselbe, Thatsachen und Auslegungen in Bezug auf Regeneration. Anat. Anz. Bd. 15. 1899.

G. Wetzel, Transplantationsversuche mit Hydra. Arch. f. mikrosk. Anat. 1898.

Wiesner, Elementarstruktur und Wachstum der lebenden Substanz. Wien 1892.

Wilson, E. B., The cell in developement and in heritance. Columbia University. Biologial Series IV. New York and London. 1896.
Derselbe, On Multiple and Partial Development in Amphioxus. Anat. Anz. 1892.
Derselbe, Amphioxus and the mosaic theory of development. Journal of morphol. Vol. VIII.
Derselbe, On cleavage and mosaic-work. Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. 3.
Derselbe, On Protoplasmic structure in the eggs of Echinoderm and some other animals. Journ. of Morph. V. 15. 1899.
C. Fr. Wolff, Theorie der Generation. 1764.
G. Wolff, Entwickelungsphysiolog. Studien I. Die Regeneration der Urodelenlinse. Arch. f. Entwickelungsmech. XI. Bd. 1. 1893.
J. Wolff, Das Gesetz der Transformation der Knochen. 1892.
Derselbe, Über die Wechselbeziehungen zwischen der Form und der Funktion der einzelnen Gebilde des Organismus 72. Vers. d. Naturf. u. Ärzte in Aachen. 1900.
H. E. Ziegler, Untersuchungen über die ersten Entwickelungsvorgänge der Nematoden. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. 60. 1865.
Derselbe, Experimentelle Studien über Zellteilung. Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. 6 u. 7.
K. W. Zimmermann, Studien über Pigmentzellen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 41. 1893.
Derselbe, Beiträge zur Kenntnis einiger Drüsen und Epithelien. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 52. 1898.
* Zschokke, E, Weitere Untersuchungen über das Verhältnis der Knochenbildung zur Statik und Mechanik des vertebraten Skelettes.

Berichtigungen.

Seite 5, anstatt: Erhaltung der Kraft lies Erhaltung der Materie.
Seite 124, anstatt: Telephase lies Telophase.
Seite 127, anstatt: Ölschwämme lies Ölschäume.
Seite 131, anstatt: mosphoplasmatischen lies morphoplasmatischen.
Seite 143, anstatt: unsichtbar Handgelenks-Grösse lies von unsichtbarer Hand gelenkt Grösse.

WELLCOME LIBRARY INSTITUTE